

**Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologie



Bc. Hana Kubátová

**Vliv atrapy na chování samců strnada obecného a budníčka menšího
v playbackových experimentech**

Effect of a dummy on behaviour of Yellowhammer and Chiffchaff males in
playback experiments

Diplomová práce

Školitelka: RNDr. Tereza Petrusková, Ph.D.

Praha, 2021

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 20. 4. 2021

Hana Kubátová

Poděkování

Největší poděkování patří mé školitelce Tereze Petruskové za její milý a ochotný přístup, trpělivost a veškeré rady. Za rady a pomoc se statistickou analýzou patří velký dík také Adamovi Petruskovi. Dále Janě Bílkové, Sharině van Boheemen, Pavlovi Linhartovi a všem dalším, kteří mi poskytli své nahrávky zpěvu. Poděkování si zaslouží také Lily Carolin Helmbold za pokusy na pěnkavách, které se do práce nakonec bohužel nedostaly. A v neposlední řadě děkuji své rodině, příteli a přátelům, kteří mě po dobu mého studia a psaní této diplomové práce podporovali.

Abstrakt

Playbackový experiment, ve kterém se zkoumanému jedinci přehrává nahrávka vokalizace a sleduje se jeho reakce, je hojně používaným nástrojem pro zkoumání ptačího zpěvu a jeho funkcí. Nejčastěji se používá samotný akustický stimul, někdy se však přidává také stimul vizuální v podobě atrapy. Atrapou bývá vycpanina daného druhu nebo modely vyrobené z různých materiálů. Mezi výzkumníky se diskutuje, jestli je nebo není potřeba atrapy v pokusech používat a jak její přítomnost ovlivňuje chování testovaných jedinců. Je však jen malé množství studií, které se na tuto problematiku přímo zaměřují a vliv atrapy testují. Nejlepším způsobem, jak působení atrapy na pěvce v playbackových experimentech otestovat, je podrobit stejné samce oběma variantám pokusu (s atrapou a bez atrapy) a reakce porovnat. Cílem této práce bylo provést právě takové pokusy na samcích budníčků menších (*Phylloscopus collybita*) a strnadů obecných (*Emberiza citrinella*) a zjistit, jestli se budou chovat v obou variantách experimentu podobně, nebo bude jejich reakce v přítomnosti atrapy zesílena. Budníčci reagovali v pokusu s atrapou výrazně agresivněji. Největším rozdílem byla doba strávená útočením na atrapu a setrvání v její těsné blízkosti. U strnadů neměla atrapa významný vliv na behaviorální reakci, ale ovlivnila reakci vokální. Samci strnadů v přítomnosti atrapy výrazně více používali agresivní volání zvané pískání. Z této diplomové práce vyplývá, že přítomnost atrapy má vliv na chování samců a obvykle agresivní reakci nějakým způsobem zesílí, ne vždy ale povede k větší fyzické agresivitě samců. Přítomnost atrapy tak zjevně působí na jednotlivé druhy odlišně a její vliv na chování pěvců v playbackových experimentech proto nelze generalizovat.

Klíčová slova: playbackový experiment, atrapa, vycpanina, strnad obecný, *Emberiza citrinella*, budníček menší, *Phylloscopus collybita*, vizuální stimul, akustický stimul, agresivita.

Abstract

A playback experiment in which a recording of vocalization is played to the tested subject and its response is observed, is a widely used tool for examining bird song and its functions. Most often only acoustic stimulus is used, but sometimes a visual stimulus is also provided in the form of a dummy. Taxidermic mounts or models made from different materials are used as the dummy. It is discussed among researchers, whether it is or is not necessary to use a dummy in experiments and how does its presence affect behavior of the tested individuals. However, only few studies directly focus on this issue and test the effect of dummies. The best way to test the effects of a dummy on passerines in playback experiments is to test the same individuals in both situations (with a dummy and without a dummy) and compare the reactions. The aim of this theses was to perform such experiments on Chiffchaff (*Phylloscopus collybita*) and Yellowhammer (*Emberiza citrinella*) males and to find out whether they would behave similarly in both variants of the experiment, or if their reaction would be enhanced in the presence of a dummy. Chiffchaffs reacted significantly more aggressively in the dummy experiment. The biggest difference was time spent by attacking the dummy and staying close to it. In Yellowhammers, the dummy did not have a significant effect on the behavioral response, but it did affect the vocal response. Yellowhammer males used significantly more aggressive calls in the dummy experiment. This diploma thesis shows that presence of a dummy affects behavior of males and usually intensifies the aggressive reaction in some way, but does not always lead to increased physical aggression of males. The presence of a dummy apparently affects each species in a different way and its impact on passerines in playback experiments cannot be generalized.

Keywords: playback experiment, dummy, taxidermic mount, Yellowhammer, *Emberiza citrinella*, Chiffchaff, *Phylloscopus collybita*, visual stimulus, acoustic stimulus, aggressivity.

Obsah

Abstrakt.....	5
Abstract.....	6
Obsah.....	7
2. Úvod.....	8
1.1 Vokalizace – rozdělení, popis, funkce.....	8
1.2 Playbackové experimenty.....	10
1.3 O atrapě.....	11
1.4 Cíl práce.....	16
3. Metodika	17
2.1 Modelové druhy a lokality.....	17
Budníček menší (<i>Phylloscopus collybita</i>).....	17
Strnad obecný (<i>Emberiza citrinella</i>).....	18
2.2 Příprava a průběh playbackových experimentů.....	18
Tvorba playbackových nahrávek	18
Atrapy	21
Průběh pokusů.....	22
2.3 Zpracování a analýza dat	23
Statistická analýza.....	25
4. Výsledky	26
3.1 Budníčci.....	29
Analýza hlavních komponent.....	29
Testování ovlivnění druhých pokusů	30
Testování reakcí na pokusy s atrapou vs. bez atrapy	31
3.2 Strnadi.....	32
Analýza hlavních komponent.....	32
Testování ovlivnění druhých pokusů	33
Testování reakcí na pokusy s atrapou vs. bez atrapy	34
5. Diskuze	35
4.1 Faktory, které mohly ovlivnit chování ptáků v pokusech	36
4.2 Rozdíl v agresivitě modelových druhů	39
4.3 Porovnání výsledků s publikovanými studiemi.....	40
6. Závěr.....	42
7. Seznam Literatury.....	44
8. Přílohy	50

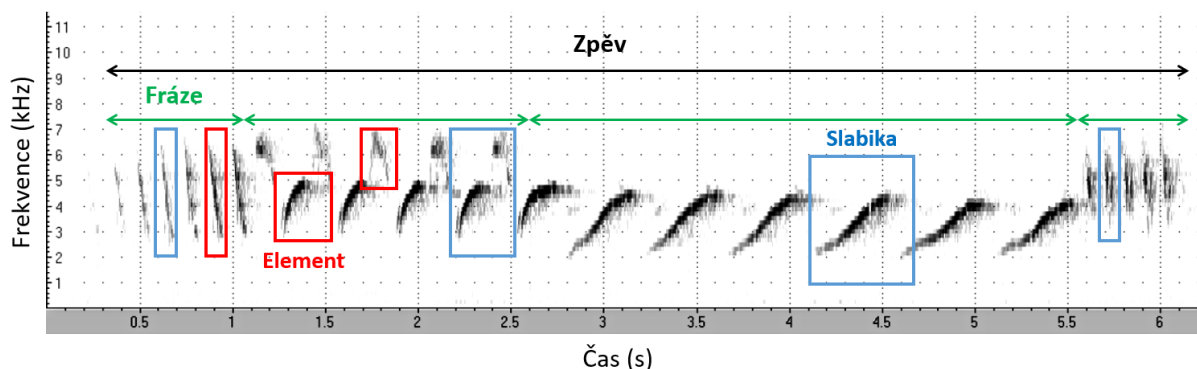
1. Úvod

Touha porozumět řeči zvířat proběhla někdy v životě myslí snad každého z nás. Když sledujeme jejich vzájemné interakce, přemýšlíme, co všechno jsou schopna si povědět, jak přemýšlí, jak vnímají svět. Skupinou, která zvláště přitahuje naši pozornost, jsou ptáci. Bez ptáků zdála by se nám krajina o mnoho pustší. To oni ji nejvíce oživují, ať už tím, jak poletují mezi větvemi, krouží po obloze nebo rozeznávají svět symfonií nejrůznějších zpěvů a jemného štěbetání. Již v roce 1335 si lidé uvědomovali jejich hodnotu natolik, že v Curychu ve Švýcarsku přijali zákaz čížby, aby zpěvné ptactvo ochránili (Knaus 2019). A v současnosti jsou právě ptáci asi nejzkoumanější skupinou živočichů z hlediska hlasové komunikace. Ta je pro nás zajímavá především u pěvců. Jejich vokalizace, jež nabývá různých úrovní složitosti, nás stále fascinuje. Díky dekadám zkoumání jsme odhalili již mnoho zajímavých informací o pěvčím životě a jejich komunikačních schopnostech. Některé základní poznatky, které budou k pochopení dalších částí této diplomové práce potřeba, zde teď představím.

1.1 Vokalizace – rozdělení, popis, funkce

Vokalizaci pěvců obvykle dělíme na volání a zpěv. Hranice mezi nimi není zcela jasná, avšak voláním zveme spíše kratší zvuky s jednodušší strukturou, které používají obě pohlaví během celého roku (Catchpole & Slater 2008). Patří mezi ně například varovné volání, žadonění mláďat, kontaktní nebo agresivní volání (Marler & Slabbekoorn 2004). Má se za to, že schopnost produkovat volání je vrozená (Marler & Slabbekoorn 2004). Zpěv je naproti tomu delší, často melodická série tónů a může obsahovat i velmi složité struktury (Catchpole & Slater 2008). U podřádu zpěvních (*Oscines*) víme, že se svému zpěvu učí (Searcy & Nowicki 2019, Ríos-Chelén et al. 2012).

Pro jednotlivé části zpěvu budu používat následující názvosloví (obrázek 1). Základním prvkem zpěvu je element, který označuje každý jednotlivý zvuk, z něž je zpěv složen. Dříve se místo názvu element používalo také označení nota. Spojením elementů je tvořena slabika. Ne vždy však slabika obsahuje dva a více elementů, někdy může obsahovat i jeden jediný, a tudíž se název slabika a element často překrývají. Z opakujících se slabik vzniká fráze. A spojením frází získáme celek, který označujeme jako zpěv. Každý jedinec může mít několik



Obrázek 1 - Jednotlivé části zpěvu vyznačené na spektrogramu zpěvu lindušky lesní (*Anthus trivialis*) (převzato z Kubátová 2018)

typů zpěvů, jejich počet je různý v závislosti na druhu i na konkrétním jedinci. Mezi druhy se počet typů pohybuje v rozmezí od jednoho až po stovky nebo tisíce (Macdougall-Shackleton 1997). Soubor všech typů zpěvů nebo všech typů slabik, jež jedinec ovládá, se nazývá repertoár (Marler & Slabbekoorn 2004). V mírném pásu uslyšíme zpívat obvykle jenom samce, a to hlavně v období hnízdní sezóny. O samicích se nějakou dobu předpokládalo, že zde nezpívají skoro vůbec. V poslední době se však na fenomén samičího zpěvu zaměřuje větší pozornost a ukazuje se, že tento jev je možná častější, než jsme si mysleli (Garamszegi et al. 2006). V tropech naopak zpívají mnohem častěji obě pohlaví. Pěvci v tomto stabilnějším prostředí vytváří dlouhodobější páry a společně obhajují teritorium po celý rok (Langmore 1998, Slater & Mann 2004).

Zpěv jakožto akustický signál se výborně šíří, a to i v nepřehledném prostředí nebo na větší vzdálenosti (Bradbury & Vehrencamp 1998). Funguje jako důležitý nástroj pro rozpoznání vlastního druhu. Dalšími dvěma hlavními funkcemi zpěvu jsou nepochybně obrana teritoria a lákání partnera (Marler & Slabbekoorn 2004). Samci mohou také zpěvem různými způsoby prokázat svou kvalitu. Například některé druhy zpívají takzvané „trylky“, což je řada rychle za sebou zpívaných stejných elementů. Schopnost samce produkovat trylky v rychlejším tempu, větším frekvenčním rozsahu, nebo třeba konzistentněji, může vypovídat o jeho lepší kondici či vyšším věku (Marler & Slabbekoorn 2004, de Kort et al. 2009, Petrusková et al. 2014). U dalších druhů mohou být takovým ukazatelem jiné specifické struktury zpěvu (Leitner & Catchpole 2004, Marler & Slabbekoorn 2004) nebo třeba větší repertoár (Reid et al 2004, Marler & Slabbekoorn 2004). To je užitečné jak pro samice, které se snaží najít pro sebe vhodného partnera, tak pro samčí soky, kteří mohou odhadnout své šance pro případný střet. Zdá se také, že pro teritoriální souboje funguje často jakýsi hierarchický systém signálů (Searcy & Beecher 2009), založený do značné míry právě na zpěvu, způsobu jeho přednesu

a načasování, který vyjadřuje připravenost samce k útoku nebo naopak snahu submisivně z potyčky vycouvat. Některé druhy dokáží podle odlišností ve zpěvu rozeznat, jestli je jedinec místní, nebo pochází odjinud (Harris & Lemon 1974). Prokázalo se také, že řada druhů je schopna rozeznat podle zpěvu i konkrétní jedince (Stoddard 1996).

1.2 Playbackové experimenty

Mnoho znalostí o zpěvu jsme získali díky takzvaným playbackovým experimentům (v anglické literatuře jako playback experiment, případně STI = simulated territorial intrusion). Playbackový experiment probíhá tak, že se nahrávka zpěvu (případně volání), přirozená nebo upravená, přehrává testovanému jedinci a sleduje se jeho reakce. Zkoumají se takto hlavně právě různé specifické funkce zpěvu a volání. Nejčastěji se simuluje vpád jiného samce do teritoria testovaného samce (Searcy 1992). Používá se ale i v dalších kontextech, například se zpěv může přehrávat samicím (Searcy 1992), nebo se zkoumá reakce ptačích rodičů na žadonění mláďat (Santema et al. 2017) a podobně. V této práci se budu zabývat téměř výhradně prvním zmíněným případem, kdy je simulován střet dvou samců v teritoriu. Konkrétní podoba experimentu se mírně mění v závislosti na tom, co si výzkumníci kladou za cíl. Pokus může probíhat v přirozeném prostředí nebo v laboratorních podmínkách. Obojí má své výhody a nevýhody. V laboratoři je možné lépe kontrolovat podmínky a přesněji měřit odezvu. Laboratoř však nenabízí přirozený kontext, zvláště pro tak pohyblivé tvory, jako jsou ptáci (Falls 1992). Přirozené prostředí může přinášet mnoho neznámých a nekontrolovatelných proměnných, ale také zajišťuje, že chování sledovaného jedince bude nejvíce přirozené, úplné a neomezené uměle vytvořenými podmínkami (Falls 1992). V ideálním případě lze propojit obě možnosti a získat tak to nejlepší z obojího.

Počátky playbackových experimentů sahají do 50. let 20. století (Falls 1992). Tehdy začaly být dostupné přenosné přehrávače zvuku, které výzkum značně posunuly vzhledem k předchozím možnostem. Těmi byla buď snaha vyhledávat přirozeně vzniklé konflikty, což samo o sobě není vůbec snadné a podmínky takového konfliktu jsou pro nás zcela nekontrolovatelné, nebo použití odchyceného živého jedince v kleci. Pokus s odchyceným jedincem umožňuje alespoň vyvolat reakci v námi zvoleném čase, jenže ptáka v kleci také nemůžeme přimět, aby dělal, co my chceme, abychom byli schopni zkoumat konkrétní stimuly a reakce. Od 50. let bylo možné zároveň získat kvalitní nahrávku přirozeného zpěvu, upravit ji a přehrávat podle potřeby (Falls 1992, Catchpole & Slater 2008). Tím byla získána značná

kontrola nad experimentálními podmínkami. S dostatečnou schopností ovládat prvky experimentu můžeme rozpoznat skutečné kauzální vztahy mezi signálem a jeho funkcí namísto pouhé korelace (Falls 1992), a tím postupně rozklíčovat význam jednotlivých struktur zpěvu. V současnosti se playbackový experiment stále hojně používá, ovšem naše technické možnosti se od tehdejší doby ještě výrazně posunuly. Zejména sofistikované počítačové programy umožňují jednoduše a precizně s nahrávkami manipulovat a analyzovat je.

Ne vždy se v playbackovém experimentu pouze přehrává akustický stimul, někdy se přidává i stimul vizuální v podobě atrapy daného druhu. Tou bývá vycpanina (taxidermický preparát), ale používají se také napodobeniny z různých materiálů jako je dřevo, plast či látka. Právě na atrapu a její vliv na chování ptáků při pokusech je zaměřena celá tato práce. Ve své bakalářské práci (Kubátová 2018) jsem se již stejným tématem zabývala a shrnula jsem v ní poznatky dostupné v odborné literatuře. V další podkapitole se pokusím problematiku atrapy nastínit.

1.3 O atrapě

V playbackových experimentech se snažíme simulovat teritoriální střet dvou jedinců a z reakce testovaného jedince potom vyvozovat, co pro něj a jeho druh vybraný stimul znamená. Naše poznání závisí na pozorování a interpretaci toho, jak signál ovlivní chování příjemce. Naši snahu může komplikovat fakt, že reakce na podněty nemusí být vždy zřejmá nebo může přijít opožděně, což ztíží nebo zcela znemožní její identifikaci. Kromě toho je vhodné si uvědomit, že způsob, jakým si pták přijatý signál vyloží a jak na něj zareaguje, závisí nejen na samotném signálu, ale také na celkovém kontextu, který zahrnuje sociální i ekologické faktory. Proto bychom se měli snažit vytvořit co nejpřirozenější situaci, chceme-li pochopit normální chování zvířat a získat věrohodné poznatky (Falls 1992). Nebo alespoň vědět, jak se liší jejich chování v uměle vytvořeném kontextu oproti přirozené situaci a umět s tím vhodně pracovat (Catchpole 1977).

Ve skutečném konfliktu pták obvykle nejprve svého soka uslyší z větší vzdálenosti. Pro tuto fázi je dostačující samotná playbacková nahrávka. Situace je přirozená, protože samec je od reproduktoru daleko, slyší zpěv cizího samce, postupně se začne přibližovat, ale ještě nepřítele nevidí (Catchpole 1977). Jakmile se samec dostatečně přiblíží, začíná být situace se samotným reproduktorem málo realistická, protože není přítomen žádný viditelný nepřítel (Catchpole 1977). Skutečný pták se při konfliktu obvykle neskrývá, když zároveň hlasitě zpívá

(Beecher & Akçay 2014). Dále následuje vyhánění, pronásledování a případně útok, pokud vetřelec dobrovolně neustoupí. Pokud je v teritoriu pouze reproduktor, není toto chování v podstatě vůbec umožněno, protože samec nemá žádný cíl, kam by ho mohl směřovat. Může docházet ke kontaktu s reproduktorem, většinu času však samec obvykle stráví hledáním v jeho okolí (Catchpole 1977).

Pro maximálně realistickou konečnou fázi konfliktu by bylo zapotřebí buď živého ptáka nebo robotizované atrapy. O živém jedinci jsme si již řekli, že není zrovna ideální volbou. Jeho chování nemůžeme nijak kontrolovat, nelze zajistit stejné stimuly pro více pokusů a vystával by i problém etický (Bentz et al. 2019). Robot by všechny tyto problémy odstranil. Ani s ním by však nebylo zrovna žádoucí pouštět se do letových honiček jako to ptáci ve skutečném konfliktu dělávají. Takový robot by byl nepochybně velmi nákladný, obtížně by se ovládal, hůře by se zajišťoval zcela stejný stimul pro více pokusů, ale především by to bylo kontraproduktivní, neboť by se tím vyhodnocení a interpretace pokusu výrazně zkomplikovala. Jednoduché robotické atrapy se však již někdy používají a vnáší do pokusu to, co u běžné atrapy nejvíc chybí – alespoň nějakou pohyblivost. Atrapa se tak může například pootáčet doprava a doleva (Randler & Randler 2020), nebo mávat křídly a naklánět se dopředu a dozadu (Belinsky et al. 2015). I u takového robota je potřeba zvážit, jestli činí chování ptáků v pokusech natolik přirozenějším a přináší dostatečné zkvalitnění výsledků, aby byly vyváženy jeho případné další nevýhody (zvýšení nákladnosti, náročnosti přípravy a vyhodnocení pokusů) oproti běžné atrapě. Nepochybně by však byl dobrým nástrojem pro další zkoumání vizuálních agresivních signálů, které zahrnují nějaký pohyb, například mávání křídly (Anderson et al. 2013).

Statická atrapa je nejjednodušším a nejpoužívanějším řešením. Její nehybnost je sice výrazným protikladem vůči agilitě a akrobatickým letovým schopnostem, které jsou pěvci schopni předvést při vzájemném nahánění, i tak se však jejím připojením značně zvyšuje autenticita situace, protože poskytuje uvěřitelný zdroj zpěvu, ztělesňuje terč pro útoky a umožňuje ověřit vzdálenost, velikost a vzhled nepřítele (Brumm and Ritschard 2011, Turčoková et al. 2011, Beecher & Akçay 2014). Oproti živému jedinci je stejně jako u jednoduchého robota hlavní výhodou to, že máme nad stimulem plnou kontrolu, stejný stimul lze použít pro neomezený počet jedinců, nebo ho lze v případě potřeby mezi pokusy libovolně upravit (Naik et al. 2019). Nevýhoda může naopak spočívat v tom, že neposkytuje testovanému jedinci žádnou zpětnou vazbu (Naik et al. 2019).

Atrapa s sebou nese i další problémy nad nimiž je potřeba se zamyslet před jejím použitím. Pokud není dostatečně realistická, může prezentovat nepřirozený vizuální stimul

a tím opět vnášet nežádoucí vliv na chování samce. Nejbližší vizuální shodu zajistí taxidermický preparát (vycpanina) daného druhu. Sehnání vycpanin však nebývá snadné a nevýhodou je také náchylnost na zničení při pokusech (Petrusková et al. 2008, Bentz et al. 2019). Některé druhy na atrapu usilovně útočí a dovedou ji rychle a výrazně poškodit. Z praktického hlediska mohou být výhodnější uměle vytvořené atrapy, které budou dostatečně realistické na to, aby na ně byli samci ochotni útočit. Například Petrusková et al. (2008), Jones et al. (2016), Bentz et al. (2019) a další dosáhli uspokojivých výsledků i s uměle vytvořenými atrapami z rozličných materiálů.

I tak mohou různé atrapy prezentovat různě kvalitní jedince a tím ovlivnit chování testovaného samce. Proto by bylo vhodné použít více kusů atrapy, i kvůli pseudoreplikaci (Petrusková et al. 2008, Bentz et al. 2019). Nicméně, jak jsem již zmínila, někdy může být velmi obtížné sehnat nebo vyrobit jich více. Pokud ovšem není cílem zkoumat reakci na různé vizuální stimuly, ale poskytnou alespoň nějaký vizuální stimul ztělesňující námi simulovaného vetřelce, pak může být použití jedné atrapy dostatečné (Hof & Hazlett 2010).

Je ale vůbec potřeba se s atrapou zatěžovat? Podmínky bez ní jsou sice méně přirozené, avšak i doba, kterou je samec ochoten strávit hledáním neviditelného nepřítele v blízkosti reproduktoru, může být validním ukazatelem jeho agresivní motivace (Catchpole 1977). Velká část ze studií, které provádějí playbackové experimenty, používá jenom akustický stimul a měří především vzdálenost testovaného jedince k reproduktoru. Je-li reakce ptáků vůči samotnému zpěvu pouze méně agresivní než vůči kombinaci zpěvu a atrapy, ale stále jsou měřitelné rozdíly v reakcích na předkládané stimuly, pak by méně intenzivní odpověď neměla vadit (Randler & Randler 2020). Problém by nastal jen v případě, že by se ptáci chovali v experimentech s atrapou a bez atrapy zcela odlišně. Natolik zásadní rozdíly mezi reakcemi na obě varianty však spíše nepozorujeme. Pro některé druhy je dokonce i reproduktor dostatečným cílem, na který jsou ochotni útočit podobně jako na atrapu (Nelson & Stoddard 1998, Linhart et al. 2013).

V určitých případech může být přidání atrapy nežádoucí. Například pokud by vizuální stimul byl pro daný druh natolik silným spouštěčem, že by zastínil vliv zkoumaných akustických stimulů. Nebo pokud chceme zkoumat především zpěvnou odezvu testovaného samce a přidání atrapy ji u daného druhu spíše inhibuje, protože samec rychle přechází na jinou behaviorální a akustickou reakci (například agresivní volání, nálety a útočení). Dalším případem mohou být „neighbour-stranger“ experimenty, které zkoumají schopnost rozpoznávat známé a neznámé jedince. U mnoha druhů (Ydenberg et al. 1988) byl prokázán takzvaný „dear enemy“ efekt, který popisuje jev, kdy se k sobě samci ze sousedících teritorií chovají vzájemně méně agresivně než vůči samcům neznámým. Běžně probíhají dva pokusy, jeden se zpěvem

souseda z hranice jeho teritoria a druhý se zpěvem neznámého samce. Atrapa se v nich obvykle nepoužívá a rozdíl v reakcích je přesto znatelný. V této situaci je atrapa spíše komplikací. Jednak by bylo případně vhodné mít dva odlišné kusy pro simulaci souseda a neznámého jedince, aby vizuální stimul nebyl pro oba stejný. Větším problémem je ale to, že by si ptáci mohli pamatovat, jak soused vypadá, a chovat se odlišně, když by k jeho zpěvu bylo připojeno neznámé tělo. Například sýkory modřinky jsou schopny zapamatovat si změnu ve zbarvení sousedních samců a spojit si ji se zpěvem konkrétního souseda (Poesel et al. 2007).

V některých experimentech, zejména takových, jež se zabývají agresivitou, je naopak nepřítomnost atrapy značným nedostatkem. Jediným pro nás skutečně jednoznačným důkazem agresivního úmyslu samce je útok (Hof & Podos 2013). Proto je potřeba poskytnout atrapu, chceme-li ověřit význam různých agresivních signálů (Searcy et al. 2006). Za agresivní signály jsou považovány takové prvky chování, které by měly k soupeři vysílat informaci o míře agresivního vyladění samce a jeho ochotu k eskalaci konfliktu. Pro různé druhy to může být například tichý zpěv (Searcy et al. 2006, Ballentine et al. 2008, Hof & Hazlett 2010), mávání křídly (Akçay et al. 2011), zrychlování zpěvu (Linhart et al. 2013), přezpívání se se soupeřem (Hyman 2003) a podobně. Pokud je nepřítel neviditelný, není na co zaútočit a těžko lze prokázat, že agresivní signály pravdivě vypovídaly o ochotě samce konflikt eskalovat. Zároveň tolik nedávají smysl vizuální agresivní signály, jako mávání křídly a akustické signály, jako tichý zpěv, protože jsou to signály fungující na krátkou vzdálenost. Může tak dojít k tomu, že samec tyto signály bude vysílat méně nebo vůbec, protože nepřítele neuvidí, ač za normální situace by je použil. Tím si celkově můžeme situaci zkreslovat a omezujeme množství parametrů, které lze sledovat a vyhodnocovat z nich rozdíl v reakci na zkoumané stimuly. Což platí i pro ostatní typy experimentů.

Podobná situace nastává, pokud chceme zkoumat agresivitu mezi dvěma druhy. I tam by mělo být umožněno útokem prokázat, že mezidruhovú agresivita v daném případě skutečně probíhá. Zde je důležitá také skutečnost, že mnohé druhy používají k rozpoznávání multimodální signály. Na dálku pták posuzuje podle zpěvu, jestli se k původci přiblíží, pak ale identifikace druhu a rozhodnutí zaútočit záleží i na vzhledu a zbarvení peří zpívajícího jedince nebo atrapy (Uy et al. 2018). Poskytnutí vizuálních signálů je tudíž pro rozpoznání druhu a odpovídající reakci velmi podstatné.

Přítomnost obou stimulů (akustického a vizuálního) je možná nezbytná i pro vyvolání přirozené hormonální reakce. Podle studie Wingfield and Wada (1989) vzrůstá hladina testosteronu u strnadců zpěvných podobně, když jsou vystaveni samci zavřenému v kleci, jako při běžném teritoriálním střetu. Pokud je samci přehráván pouze zpěv, hladina testosteronu

nevzroste ani v přirozeném, ani v laboratorním prostředí. Pokud je vystaven umlčenému jedinci v kleci, tak v přirozeném prostředí testosteron nevzrůstá, v laboratorních podmínkách dochází ke vzrůstu. Přitom ale reakce na zpěv i na umlčeného jedince je podobná, co se týká běžného teritoriálního chování. Z toho vyplývá, že samotný akustický stimul nebo samotný vizuální stimul nedokáže konzistentně vyvolat zvýšení testosteronu v krvi, ač behaviorální reakce je v obou případech stejná. Kombinace obou stimulů (zpěv a umlčený živý jedinec) zvyšuje hladinu testosteronu konzistentně (Wingfield and Wada 1989).

Je ale behaviorální a hormonální reakce stejná na atrapu jako na živého ptáka v kleci? Touto otázkou se zabývala studie Scriba & Goymann (2008) na červenkách obecných. Samci se více pohybovali okolo atrapy a více na ni hrozili než na samce v kleci. S atrapou měli také vyšší hladiny kortikosteronu. Obojí však mohlo být způsobeno tím, že atrapa byla neustále ve výhružném postoji s exponovaným oranžovým hrudníkem, živí jedinci v kleci se naopak často mohli projevovat submisivněji a náprsenku neukazovat. Zároveň mohli testovaní samci považovat sami sebe za poražené, když atrapa na jejich chování nijak nereagovala a stále zůstávala v dominantním postavení, což mohlo vést ke zvýšené hladině kortikosteronu. Samci poražení v normálních teritoriálních střetech totiž mívají hladiny vyšší. Androgeny (testosteron a dihydrotestosteron) se nezměnily ani v jednom případě. U červenek je však zřejmě normální, že se při simulovaných teritoriálních střetech tyto hladiny nezvedají (Scriba & Goymann 2008). S atrapou měli samci také vyšší hladiny progesteronu. Celkově tedy atrapa u červenek vyvolala spíše silnější hormonální i behaviorální reakci než živý pták v kleci. Rozhodnutí, zda bude použit pouze zpěv, nebo zpěv se statickou atrapou, nebo živý pták, může mít tudíž podstatný vliv na hladiny hormonů u testovaných jedinců v průběhu pokusů.

Playbackových experimentů probíhá velké množství. Mnohé pouze přehrávají zpěv, některé používají i atrapu. Z porovnání takových experimentů lze získat alespoň nějakou představu o tom, jak se ptáci v obou případech chovají. Je však stále jen pár ojedinělých studií, které by se přímo zaměřily na vliv atrapy na různé druhy. Jednou takovou je Randler & Randler (2020), kde zkoumali vliv nepohyblivé a pohyblivé atrapy na brhlíky lesní. Pokusy však probíhaly v mimohnízdním období. Playbackové experimenty obvykle probíhají v hnízdni sezóně, takže závěry z této studie lze použít jen omezeně. Další výjimečnou studií je Akçay et al. (2011), ve které sice původním tématem nebyl vliv atrapy, ale přesto je pro téma důležitá, protože dělali na každém samci strnadce obecného dva pokusy, jeden s atrapou a jeden bez atrapy, jinak byly oba stimuly stejné. Obě zmíněné studie rozeberu hlouběji v kapitole diskuze. Tím, že byla v této studii porovnána vždy reakce jednoho samce na oba stimuly, bylo možné odfiltrovat vliv odlišnosti charakteru samců, aniž by k tomu byl potřeba velký vzorek. Bylo by

dobré otestovat stejným způsobem více druhů, abychom mohli lépe pochopit, do jaké míry může přidání nebo vynechání atrapy chování ptáků ovlivnit, a abychom se mohli fundovaněji rozhodovat o jejím použití v experimentech. K tomu by měla přispět i tato diplomová práce.

1.4 Cíl práce

Cílem této diplomové práce bylo provést pokusy s atrapou a bez atrapy na stejných jedincích dvou modelových druhů, strnadů obecných a budníčků menších, a ověřit tuto hypotézu:

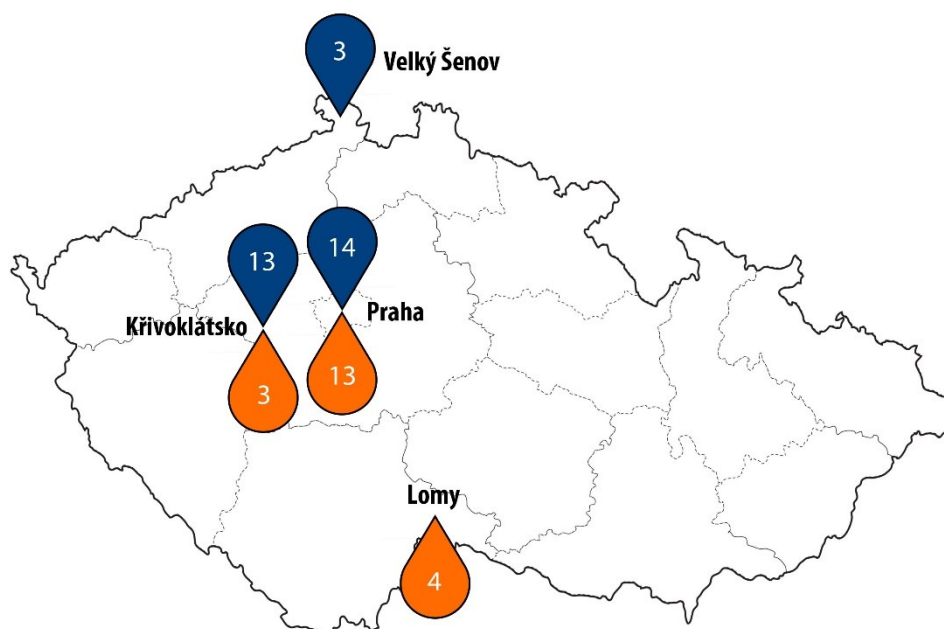
- Reakce jedinců se liší v závislosti na tom, jestli jsou vystaveni experimentu s atrapou nebo bez atrapy. U obou druhů je reakce v přítomnosti atrapy agresivnější.

2. Metodika

2.1 Modelové druhy a lokality

Budníček menší (*Phylloscopus collybita*)

Drobný ptáček z čeledi budníčkovití (*Phylloscopidae*) z řádu pěvci (*Passeriformes*) byl vybrán jako zástupce migrujícího druhu. Svrchu je jednolitě hnědozelený a zespodu špinavě bílý se žlutavým nebo béžovým odstínem na hrdle a hrudi (Svensson et al. 2016). Zpěv je tvořen stále se opakujícím motivem s tóny o rozdílné výšce, přednášeného v klidném tempu (při rozrušení se zrychluje, Linhart et al. 2013). Přepisuje se jako „cilp-calp-cilp-calp“. V České republice se hojně vyskytuje na většině území od nížin až do hor. Nejčastěji obývá listnaté a smíšené lesy, především jejich okraje a rozhraní mezi vzrostlým lesem a pasekami nebo mlazinami. Najdeme ho ale také v parcích, zahradách a sadech (Svensson et al. 2016). Ze zimovišť přilétá od března do dubna a odlétá zpět v průběhu září a října (Cepák et al. 2008). Pokusy probíhaly v březnu (6 samců zařazených do analýzy), dubnu (19), květnu (2) a na začátku června (3). Testování samci byli ze tří lokalit (obrázek 2): Praha (různé části Prahy a na jejím okraji také Kosoř), Křivoklátsko (především Broumy a jejich okolí) a Velký Šenov.



Obrázek 2 - Lokality s počty testovaných jedinců budníčka menšího (modré nahoře) a strnada obecného (oranžové dole), kteří byli zařazeni do analýzy.

Strnad obecný (*Emberiza citrinella*)

Strnad obecný z čeledi strnadovití (*Emberizidae*) z řádu pěvci (*Passeriformes*) byl vybrán jako zástupce u nás převážně sedentárního druhu. Hřbet samců je zbarven hnědě a skvrnitě, hlava a spodní část těla jsou v létě výrazně žluté, prsa a boky skvrnitě (Svensson et al. 2016). Zpěv strnada se skládá ze dvou částí – počáteční fráze je tvořena několikerým rychlým opakováním jedné slabiky, závěrečná fráze se skládá ze dvou (až tří) protáhlých slabik. Někdy však strnadi při přednesu část nebo celou závěrečnou frázi vynechávají. Obvykle je zpěv přepisován jako „ci-ci-ci-ci-ci-cýy“ (Svensson et al. 2016) nebo také jako „Jak nám to sluníčko pěkně svítí.“ a „Kdyby si sedláčku, chcíp!“. V České republice je strnad rozšířen na většině území. Obývá polootevřené až otevřené biotopy. Vyhledává zemědělskou krajinu, lesní okraje a paseky, lesnaté pastviny, křovinaté plochy, křovinaté meze mezi poli a loukami, remízky a další typy rozptýlené zeleně (Svensson et al. 2016). Pokusy probíhaly v březnu (1 samec zařazený do analýzy), květnu (10) a červnu (9) na třech lokalitách (obrázek 2): Praha (různé části Prahy a na jejím okraji také Kosoř), Křivoklátsko (především Broumy a jejich okolí) a Lomy (obec Člunek).

2.2 Příprava a průběh playbackových experimentů

Tvorba playbackových nahrávek

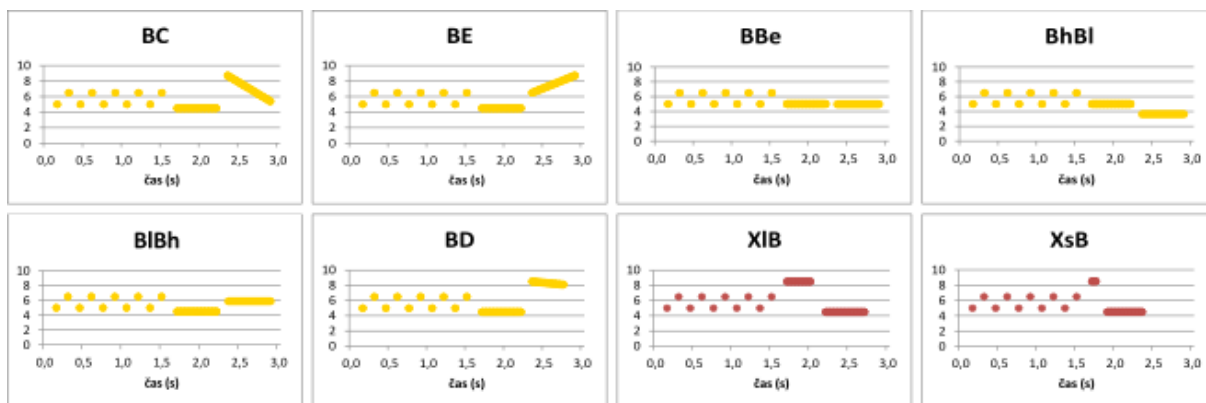
Playbackové nahrávky, které byly při pokusech použity byly vytvořeny z nahraného zpěvu ptáků z dostatečně vzdálených lokalit, aby bylo zajištěno, že se testovaní samci a samci z použitých nahrávek s největší pravděpodobností neznají. Ze zdrojových nahrávek jsem vybírala ty nejkvalitnější, které měly co nejméně pozadíového šumu a pokud bylo třeba, dočistila jsem další nežádoucí zvuky pomocí programu Avisoft SASLab Pro (Specht 2011). Veškerá další úprava nahrávek probíhala v tomtéž programu. Pro každého testovaného samce jsem vybrala nahrávku jednoho cizího samce a z ní jsem vytvořila dvě playbackové nahrávky, každou pro jeden pokus s daným samcem. Každý samec měl tedy nahrávku od jiného cizího samce, a i nahrávky pro pokus s atrapou a bez atrapy byly mírně odlišné, ale původem ze stejné nahrávky cizího samce. Další postup se mezi druhy lišil, tudíž je popíšu samostatně.

Budníček menší

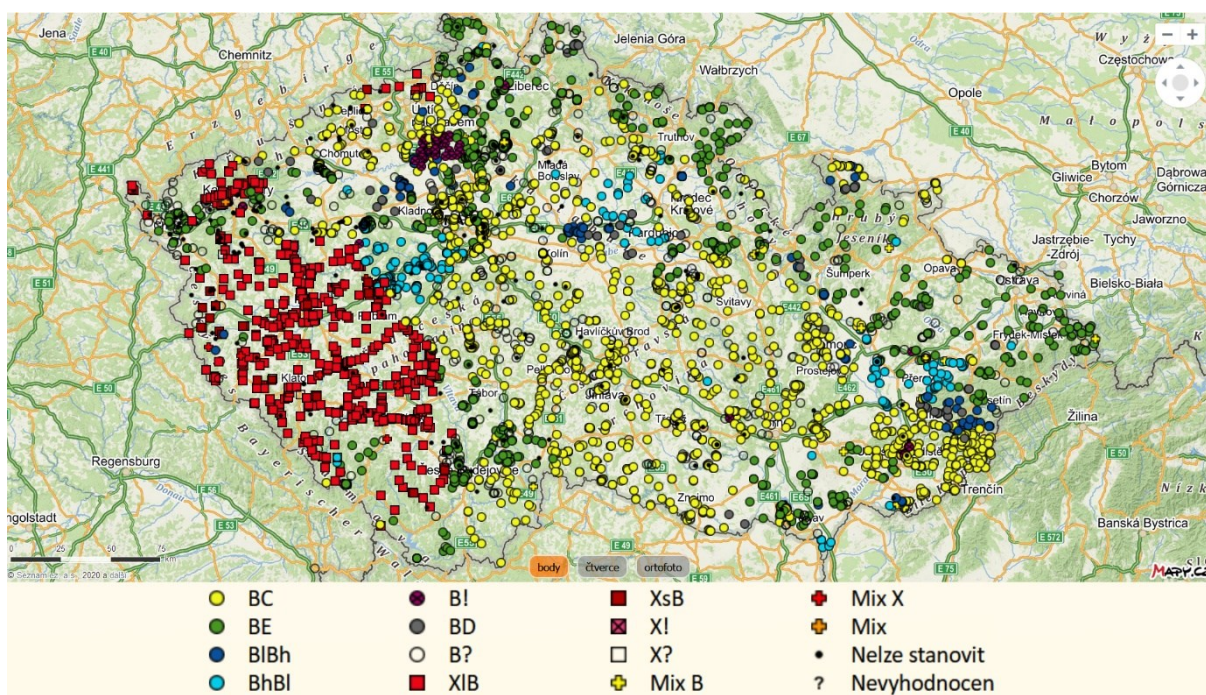
Jako zdrojové nahrávky byly pro budníčky použity zpěvy nahrané mnou a mými kolegy z laboratoře na řadě různých míst České republiky. Z nahrávek spontánních zpěvů jsem zjistila, že budníčci zpívají obvykle 6 až 8 zpěvů za minutu. Výsledek jsem pro ověření porovnávala se studií Linhart et al. (2013), kde vyšlo 7.21 ± 1.24 zpěvů za minutu. Ze zdrojové nahrávky jsem proto vybrala 3 až 4 zpěvy (v závislosti na jejich délce), které společně s tichem mezi nimi tvořily 30 sekund výsledné playbackové nahrávky. Těchto 30 sekund jsem následně nakopírovala tak, aby konečná nahrávka trvala 3 minuty. Zpěvy jsem vždy nechávala v pořadí, v jakém byly původně zpívány. Pokud byl ve vybraném úseku zpěv (případně i více zpěvů), který se použít nedal (např. kvůli rušivému zvuku v pozadí), pak jsem jej z nahrávky vystříhla a mezeru mezi předchozím a následujícím zpěvem jsem upravila na délku odpovídající přirozenému tempu vokalizace. Pro druhou nahrávku jsem vybrala další 3 až 4 zpěvy ze stejné zdrojové nahrávky a postup jsem opakovala. Pokud ve zdrojové nahrávce nebylo dostatek vhodných zpěvů pro vytvoření obou potřebných playbacků, tak jsem poslední zpěv z první nahrávky použila i v druhé nahrávce, kde byl zpěvem počátečním. Pokud nahrávka obsahovala i zvuky „trrt-trrt“ (tret calls, Ivanitskii et al. 2020), které budníčci mnohdy vkládají mezi běžné zpěvy, odstranila jsem je. Funkce těchto zvuků je neznámá a výzkumníci zabývající se tímto druhem je obvykle pomíjí (Ivanitskii et al. 2020).

Strnad obecný

Zdrojové nahrávky strnadů jsem získala od kolegů z laboratoře. Většina nahrávek byla pořízena z různých lokalit na Moravě, zbývajících několik nahrávek bylo z Jihočeského, Středočeského a Pardubického kraje. U strnadů existují takzvané dialekty, na které bylo třeba brát ohled. Jednotlivé dialekty (obrázek 3) se od sebe liší podobou koncové části zpěvu (poslední dvě slabiky/elementy zpěvu). V České republice je díky projektu Nářečí českých strnadů (www.strnadi.cz) zmapováno, kde se jaké dialekty vyskytují (obrázek 4). Podle mapy jsem určila, jaké dialekty budu moci očekávat na lokalitách, kde měly pokusy probíhat. Na základě toho jsem připravila testovací nahrávky tak, aby dialekt v nich odpovídal dialektu dané lokality, ale zároveň bylo zajištěno, že se samci nemohou znát. Zjistila jsem, že strnadi zpívají průměrně 6 zpěvů za minutu, k čemuž došli i jiní autoři (např. Rutkowska-Guz & Osiejuk 2004, Bílková 2015). Toto tempo jsem tedy při tvorbě pokusných nahrávek dodržovala. Celý

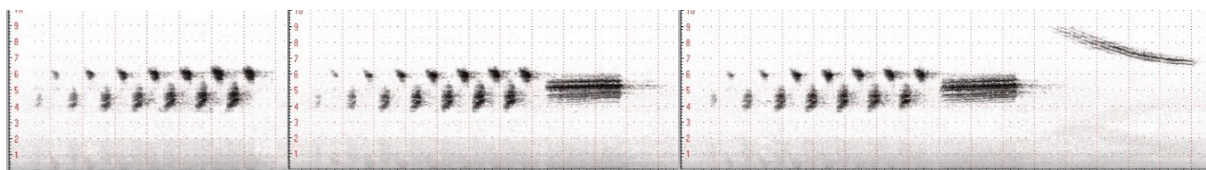


Obrázek 3 - Schematické zobrazení dialektů zpěvu strnada obecného (převzato z projektu Nářečí českých strnadů)



Obrázek 4 - Mapa nářečí českých strnadů (převzato z projektu Nářečí českých strnadů)

dokončený zpěv strnadů se skládá z počáteční fráze a dvou dialektových slabik. Strnadi ovšem často zpívají nedokončené zpěvy, kde chybí jedna nebo obě dialektové slabiky (obrázek 5). Nahrávky jsem tvořila podobně jako Bílková (2015) ve své diplomové práci. Počet dokončených a nedokončených zpěvů odpovídal průměru přirozených zpěvů.



Obrázek 5 - Zpěv strnada obecného: počáteční fráze, počáteční fráze a první dialektová slabika, dokončený zpěv s oběma dialektovými slabikami

Samci strnadů mívají v repertoáru více typů počátečních frází. Pokud zdrojová nahrávka obsahovala zpěvy s více typy počátečních frází, pak byly do playbackové nahrávky použity zpěvy pouze s jedním z těchto typů. Pokud v nahrávce nebylo dostatek kvalitních zpěvů stejného typu, nakopírovala jsem vhodné strofy na potřebný počet. Původní strofy však musely být minimálně dvě, obvykle jich bylo více (nejčastěji šest). Pokud chyběly strofy nedokončené, vybrala jsem některou z dokončených strof a poslední slabiku umazala. Druhou playbackovou nahrávku jsem vždy tvořila ze stejných strof jako první nahrávku, jen jsem zpěvy poskládala v jiném pořadí.

Atrapy

Při pokusech byly použity taxidermické preparáty modelových druhů. Pro všechny strnady obecné byla použita jedna atrapa (obrázek 8). U budníčků menších docházelo k destrukci atrap pod náporům útoků od testovaných samců (obrázek 7). Nakonec byly použity celkově dvě různé atrapy (obrázek 6) které musely být v průběhu vícekrát poopraveny.



Obrázek 6 - Fotografie obou použitých atrap pro budníčka menšího



Obrázek 7 - Fotografie poničené atrapy budníčka

Obrázek 8 - Fotografie použité atrapy strnada obecného

Průběh pokusů

Každý samec byl testován dvakrát - jednou s atrapou a jednou bez atrapy. Pořadí těchto dvou typů pokusů bylo mezi jednotlivými samci náhodně střídáno. Konečný počet samců, kteří byli nejprve vystaveni pokusu bez atrapy, byl stejný jako počet samců, kteří prošli nejprve pokusem s atrapou. Mezi oběma pokusy provedenými na jednom samci byl rozestup minimálně jeden den, nejčastěji právě jeden den (u všech budníčků a 11 strnadů), v některých případech více dnů, když nebylo možné udělat pokus hned další den (2 dny u 6 strnadů, 4 dny u 3 strnadů). Rozestup byl takto zvolen z důvodu, aby se minimalizoval možný vliv prvního pokusu na reakci v druhém pokusu a zároveň, aby se maximalizovala pravděpodobnost, že v daném teritoriu bude při druhém pokusu stále stejný jedinec.

Před zahájením pokusu bylo nejprve nutné lokalizovat samce podle zpěvu. Následně jsem pomocí rekordéru Marantz PMD 660 a směrového mikrofonu Sennheiser ME 67 nahrávala jeho spontánní zpěv po dobu alespoň tří minut a při tom jsem se snažila vypořádat, kam by bylo vhodné umístit reproduktor. Místo jsem vybírala na základě toho, v jaké oblasti se pták pohyboval a z jakých posedů opakovaně zpíval. Cílem bylo umístit reproduktor přibližně do středu teritoria. Vniknutí vetřelce do středu teritoria je pro ptáka silnějším ohrožením, než když vetřelec zůstává na okraji teritoria (Akçay et al. 2013). Po dokončení nahrávky jsem šla pokus připravit. Na vybrané místo jsem na větev stromu nebo jiné vegetace připevnila malý zelený bezdrátový reproduktor Eudora CP-387. Pokud byl pokus s atrapou, připevnila jsem ji na větev ideálně kousek nad reproduktor, případně někde v jeho těsné blízkosti (obrázek 9).



Obrázek 9 - Příklady umístění vybavení (reproduktoru a atrapy) při pokusu

Postup byl zvolen s přihlédnutím k informacím ze studie Akçay et al. (2013). V jejich dřívějších experimentech vyzorovali, že atrapa umístěná přímo na větším nápadném reproduktoru nebo připevněná na tyči výrazně snižovala ochotu samců zaútočit, protože na ně nejspíš působila nepřirozeně nebo podezřele. Stejní samci přitom na atrapu útočili, když byla připevněna na větvi vegetace rostoucí v jejich teritoriu (Akçay et al. 2013). Rozměry, barva a umístění reproduktoru s atrapou na přirozeně rostoucí větve měly při mých pokusech vytvořit co nejvíce přirozenější možné podmínky. Pro zpřesnění určování vzdáleností v průběhu pokusu jsem potřebovala nějakou málo nápadnou a snadno použitelnou pomůcku. Proto jsem do teritoria umístila také desetimetrové šedé lano se třemi drobnými barevnými navázanými stužkami, jež označovaly délky 1, 2 a 5 m.

Poté jsem na dálku spustila předpřipravenou nahrávku zpěvu cizího samce. U strnadů jsem předem po sluchu ověřila, že dialekt vybraného samce odpovídá předpokládanému (podle mapy z Nářečí českých strnadů) a že mu tedy budu správně pouštět playbackovou nahrávku se stejným dialektem. Fáze přehrávání playbacku trvala tři minuty. Během této doby jsem opět pomocí nahrávacího zařízení Marantz a mikrofону Sennheiser zaznamenávala hlasovou reakci testovaného samce a do nahrávky jsem vstupovala svými komentáři podrobně popisujícími jeho chování.

Po utichnutí playbacku následovaly další tři minuty pozorování, nyní bez akustického stimulu. Chování jedince jsem zaznamenávala stejným způsobem jako v předchozí fázi. Po uplynutí času byl pokus ukončen.

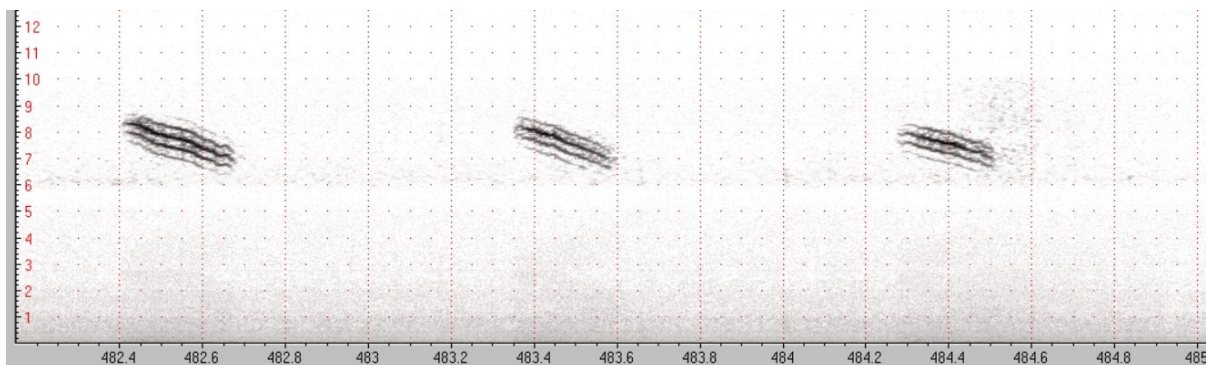
2.3 Zpracování a analýza dat

Celkově jsem otestovala 47 samců budníčků menších a 26 samců strnadů obecných. Z toho bylo 17 budníčků a 6 strnadů vyřazeno. Několik z těchto budníčků patřilo mezi první provedené pokusy a byli vyřazeni z důvodu mírně odlišné metodiky pokusu a nepřesností způsobených mou nezkušeností. Další samci byli vyřazeni nejčastěji kvůli zásahu jiného samce do pokusu, naprostému nezájmu testovaného samce nebo nevhodnému výběru místa pokusu (a z něj plynoucích problémů jako například nepřehlednost situace nebo nezáměr samce). Do analýzy bylo tedy nakonec zahrnuto 60 úspěšných pokusů na 30 budníčcích menších a 40 pokusů na 20 strnadech obecných. Pokusy probíhaly v letech 2017 (5 budníčků), 2019 (20 budníčků, 16 strnadů) a 2020 (5 budníčků, 4 strnadi). Všechny získané nahrávky jsem dále zpracovávala v programu Avisoft SASLab Pro (Specht 2011) a namluvené komentáře jsem

převedla do číselných dat do excelové tabulky. Vyhodnocovány byly parametry uvedené v tabulce 1, z nichž pouze tučně vyznačené byly později zahrnuty do analýzy. Dále jsem také zaznamenávala datum, čas, počasí, počet zpozorovaných nebo slyšených blízce sousedících samců stejného druhu a odhad hustoty populace druhu na daném místě (nízká, střední, vysoká).

Tabulka 1 - Jednotlivé vyhodnocované parametry chování a jejich popis. Poslední dva parametry byly sledovány pouze u strnadů, ostatní jsou společné pro oba druhy. Parametry, které jsou vyznačeny tučně, byly dále použity pro statistickou analýzu.

Přelet	Samec přeletěl nad (nebo kolem) atrapou/reproduktorem ve vzdálenosti větší než 0,5 m s viditelným záměrem „obhlédnout si situaci“. (Nezahrnuje lety, kdy pták přelétává někde zcela mimo oblast reproduktoru, odlétá pryč, krátce přelétá z větve na větev nebo ze stromu na strom apod.)
Nálet	Pták proletí v těsné blízkosti reproduktoru (do 0,5 m), aniž by při tom došlo k fyzickému kontaktu s ním nebo s atrapou.
Fyzický kontakt	Pták přímo zaútočí na atrapu nebo reproduktor buď tak, že dojde ke krátkému kontaktu v letu, nebo se na atrapu/reproduktor posadí a obvykle do ní/něj klove. Pokud trvá kontakt 3 a více sekund, je považován za dlouhý fyzický kontakt.
Minimální vzdálenost	Nejbližší vzdálenost, které samec dosáhl.
Latence minimální vzdálenosti	Doba od začátku pokusu do okamžiku, kdy se samec poprvé dostal do nejbližší vzdálenostní kategorie.
Maximální reakce	Nejsilnější dosažená reakce. (Nezájem = 0; zájem = 1; přelet = 2; přiblížení na 1–5 m = 3; přiblížení na 0,5–1 m = 4; nálet = 5; krátký fyzický kontakt = 6; dlouhý fyzický kontakt = 7.)
Latence maximální reakce	Doba od začátku pokusu do okamžiku, kdy samec poprvé dosáhl své maximální reakce.
Vzdálenost do 0,5 m	Doba, po kterou se samec zdržoval ve vzdálenosti od 0 do 0,5 m.
Vzdálenost do 1 m	Doba, po kterou se samec zdržoval ve vzdálenosti od 0,5 do 1 m.
Vzdálenost do 5 m	Doba, po kterou se samec zdržoval ve vzdálenosti od 1 do 5 m.
Vzdálenost do 10 m	Doba, po kterou se samec zdržoval ve vzdálenosti od 5 do 10 m.
Vzdálenost nad 10 m	Doba, po kterou se samec zdržoval ve vzdálenosti nad 10 m.
Latence reakce	Doba od začátku pokusu do okamžiku, kdy samec začal reagovat.
Latence zpěvu	Doba od začátku pokusu do okamžiku, kdy samec začal znovu zpívat.
Počet volání	(Pouze u strnadů.) Kolikrát samec v průběhu celého pokusu produkoval volání zvané v této práci jako pískání, které je považované za agresivní (conflict call, Hansen 1984). Sledovaný typ volání je vidět na obrázku 10.
Latence volání	(Pouze u strnadů.) Doba od začátku pokusu do okamžiku, kdy samec začal pískat.



Obrázek 10 - Spektrogram vyhodnocovaného volání u strnada obecného (*Emberiza citrinella*)

Statistická analýza

Jako první krok byla v programu Statistica v. na každém druhu zvlášť provedena analýza hlavních komponent (PCA), která pomohla zorientovat se ve vztazích mezi měřenými parametry. Polohy jednotlivých samců na prvních dvou ordinačních osách (PC1 a PC2) byly dále testovány pomocí neparametrických statistických testů, protože rozložení výsledků z PCA neodpovídalo normálnímu rozložení. Tyto testy byly provedeny v programu JASP (verze 0.14.1).

Pro ověření, jestli reakce samců nebyla v druhém pokusu ovlivněna zkušeností s prvním pokusem, byl použit Wilcoxonův párový test. Následně jsem stejným testem zjišťovala, jestli se reakce samců výrazně lišila v pokusech a atrapou a bez atrapy. Protože se u budníčků zjistil vliv pořadí pokusů na druhý faktor (PC2), provedla jsem pro tento faktor také Mann-Whitney U test, při kterém jsem použila pouze první pokusy a porovnála, jestli se výrazně lišily reakce samců, kteří měli v prvním pokusu atrapu, a těch, kteří ji neměli.

3. Výsledky

Všichni samci zahrnutí do analýzy projevili při pokusech alespoň nějaký zájem. Budníčci se v pokusech chovali výrazně agresivněji než strnadi. Často útočili, výrazně více v pokusech s atrapou, ale mnozí byli ochotni útočit i na reproduktor (tabulka 2). Někteří samci dokonce neváhali a nedlouho po zahájení pokusu zasedli na atrapu a útočili na ni zobákem téměř nepřetržitě až do ukončení pokusu. V tabulce 3 jsou uvedeny průměrné hodnoty pro jednotlivé parametry reakce budníčků.

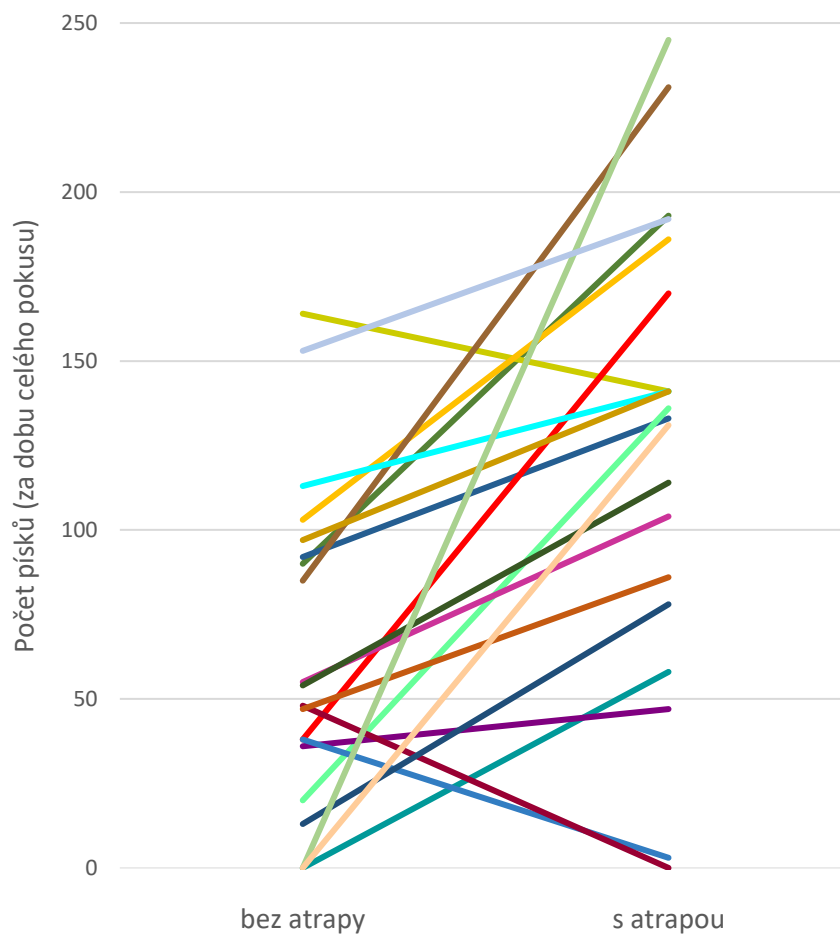
Tabulka 2 – Fyzické kontakty (FK) u budníčků menších:

a) Počet pokusů, ve kterých proběhl/neproběhl fyzický kontakt samce s atrapou/reproduktorem. Pokusy, kde došlo k fyzickému kontaktu, jsou dále rozděleny podle toho, zda proběhly pouze krátké kontakty nebo i kontakty delší, kdy samec na atrapě/reproduktoru seděl a útočil více než 3 sekundy.

b) Porovnání, kolik samců útočilo v obou pokusech (s atrapou i bez atrapy), kolik v žádném a kolik jen v jednom z nich.

a)	Počet pokusů		b)		
	bez atrapy	s atrapou	Fyzický kontakt		Počet samců
			bez atrapy	s atrapou	
jakýkoliv FK	11 (37 %)	22 (73 %)	ano	ano	9 (30 %)
- krátký FK	4 (13 %)	5 (16 %)	ne	ano	13 (43 %)
- dlouhý FK	7 (24 %)	17 (57 %)	ano	ne	2 (7 %)
žádný FK	19 (63 %)	8 (27 %)	ne	ne	6 (20 %)

Reakce strnadů byly oproti budníčkům o mnoho méně výrazné, co se týká fyzické agresivity. Došlo jenom ke krátkým kontaktům v pokusech s atrapou, a to pouze u dvou samců. Jeden zaútočil šestkrát a jeden pouze jednou. Nejvýrazněji reagovali strnadi pískáním, které lze považovat za agresivní signál (Hansen 1984). Kromě tří samců pískali všichni více v pokusu s atrapou (obrázek 11). Jedním z těchto tří jedinců byl samec, který v přítomnosti atrapy několikrát útočil, ale vůbec nepískal. Pro strnady jsou průměrné hodnoty pro jednotlivé parametry uvedeny v tabulce 4.



Tabulka 3 - Průměr, medián, minimum a maximum ze všech pokusů na **budníchích menších** pro jednotlivé parametry zahrnuté do PCA. Způsob výpočtu parametrů je uveden v metodice.

	průměr			medián			minimum			maximum		
	bez atropy	s atropou		bez atropy	s atropou		bez atropy	s atropou		bez atropy	s atropou	
počet přeletů	1,87	1,63		1	0,5		0	0		8	7	
počet náletů	1,43	1,07		0	0		0	0		8	7	
fyzický kontakt (s)	5,73	92,93		0	41,5		0	0		64	337	
minimální vzdálenost (m)	1,1	0,53		0,5	0		0	0		8	8	
latence min. vzdálenosti (s)	84,63	74,03		79	58,5		4	12		217	263	
maximální reakce	4,9	6,1		5	7		1	2		7	7	
latence max. reakce (s)	97,5	78,27		96,5	63		6	12		217	263	
vzdálenost do 0,5 m (s)	39,83	120,37		32	101,5		0	0		125	337	
vzdálenost do 1 m (s)	29,27	15,53		20,5	7,5		0	0		122	57	
vzdálenost do 5 m (s)	109,6	95,9		106,5	93,5		0	0		234	255	
latence reakce (s)	27,63	30,2		16	23,5		4	4		94	75	

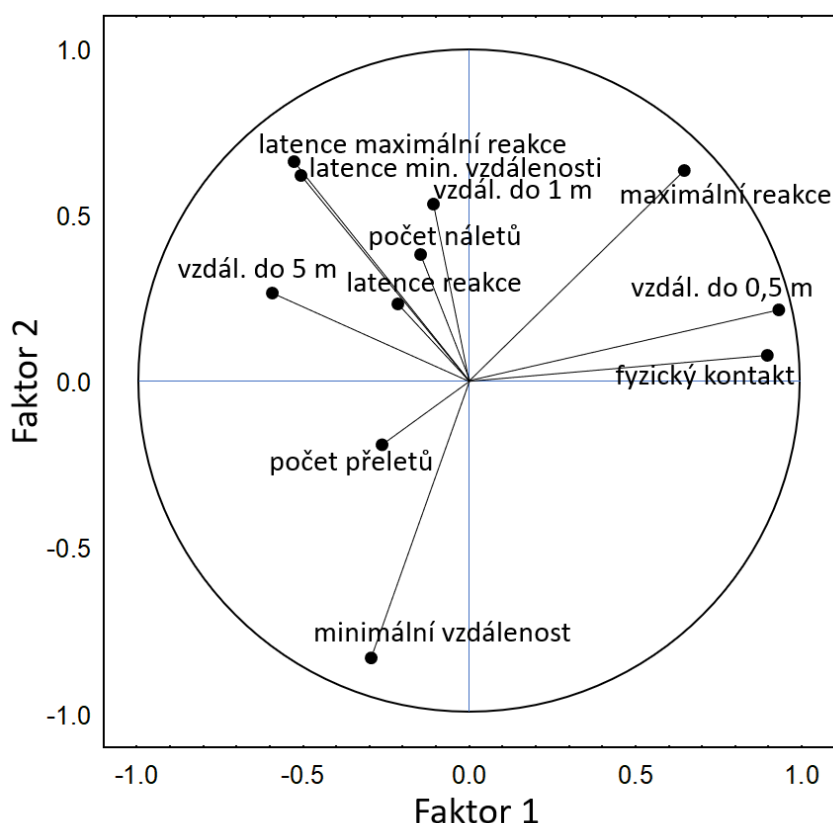
Tabulka 4 - Průměr, medián, minimum a maximum ze všech pokusů na **strnadlech obecných** pro jednotlivé parametry zahrnuté do PCA. Způsob výpočtu parametrů je uveden v metodice.

	průměr			medián			minimum			maximum		
	bez atropy	s atropou		bez atropy	s atropou		bez atropy	s atropou		bez atropy	s atropou	
počet přeletů	1,7	0,7		1	0		0	0		7	3	
počet náletů	0,25	0,3		0	0		0	0		2	3	
fyzický kontakt (s)	0	0,35		0	0		0	0		0	6	
minimální vzdálenost (m)	2,43	2,73		2,25	1		0,5	0		9	10	
latence min. vzdálenosti (s)	62,1	82,65		49,5	44,5		7	0		161	308	
maximální reakce	3,4	3,55		3	4		1	1		5	6	
latence max. reakce (s)	62,1	61,6		49,5	41		7	0		161	272	
vzdálenost do 0,5 m (s)	11,05	8,2		0	0		0	0		138	125	
vzdálenost do 1 m (s)	17,9	45,65		0	0		0	0		122	292	
vzdálenost do 5 m (s)	215	182,25		206	235,5		0	0		348	336	
počet písků	62,3	126,5		51	134,5		0	0		164	245	
latence pískání (s)	97,9	75,15		41,5	41		16	11		360	360	
latence reakce (s)	43,8	35,55		22	29,5		4	4		209	163	

3.1 Budníčci

Analýza hlavních komponent

Pro budníčky bylo do analýzy hlavních komponent (PCA, obrázek 12) zahrnuto 11 parametrů. První faktor (PC1), který vysvětluje 29,1 % celkové variability, odráží prvky nejsilnější agresivity, protože nejsilněji koreluje s dobou strávenou fyzickým kontaktem, s maximální reakcí a vzdáleností do 0,5 m (korelace pro jednotlivé parametry je možné vidět v tabulce 5). Všechny tyto tři parametry korelují s prvním faktorem pozitivně, protože čím delší dobu trávili samci fyzickým kontaktem, tím déle setrvali v těsné blízkosti atrapy a tím silnější byla jejich reakce. Negativně naopak koreluje vzdálenost do 5 metrů, latence maximální reakce a latence minimální vzdálenosti. Samci, kteří výrazně útočili se totiž méně zdržovali ve větších vzdálenostech, rychleji se přiblížili a rychleji dosáhli maximální reakce. Druhý faktor (PC2) vysvětlující 23,4 % celkové variability koreluje nejsilněji s minimální vzdáleností (tabulka 5). Silněji s tímto faktorem koreluje také maximální reakce, její latence a latence minimální vzdálenosti. Tyto tři parametry korelují pozitivně, protože čím silněji samci reagovali, tím obvykle rychleji dosáhli maximální reakce a minimální vzdálenosti k atrapě. Minimální



Obrázek 12 - První dvě ordinační osy analýzy hlavních komponent (PCA) znázorňující vztahy behaviorálních reakcí budníčků menších. Faktor 1 vysvětluje 29,1 % variability, faktor 2 vysvětluje 23,4 % variability.

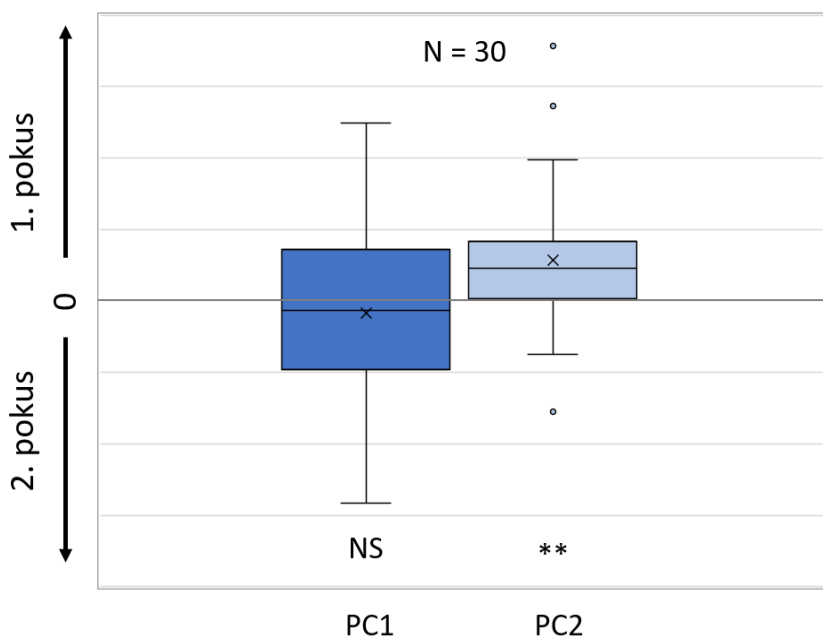
vzdálenost koreluje s tímto negativně, protože čím dál se samci drželi od reproduktoru, tím byla jejich reakce slabší.

Tabulka 5 - Korelace jednotlivých proměnných s ordinačními osami analýzy hlavních komponent (PCA) pro budníčky menší. Tučně jsou vyznačeny nejsilnější korelace.

Proměnné	Faktor 1	Faktor 2
přelety	-0,26	-0,19
nálety	-0,15	0,38
fyzický kontakt (FK)	0,90	0,09
minimální vzdálenost	-0,29	-0,83
maximální reakce	0,65	0,63
latence max. reakce	-0,52	0,66
vzdálenost <0.5 m	0,93	0,22
vzdálenost <1 m	-0,10	0,54
vzdálenost <5 m	-0,59	0,26
latence reakce	-0,21	0,24
latence min. vzdálenosti	-0,51	0,62

Testování ovlivnění druhých pokusů

Před přistoupením k testování rozdílu v pokusech s atrapou a bez atrapy bylo potřeba ověřit, jestli nedošlo k ovlivnění druhých pokusů zkušeností s prvním pokusem. Zájmem této práce bylo zjistit, jestli samci reagovali na některý ze stimulů agresivněji, proto je pro další analýzu důležitá hlavně první osa PCA, která vyjadřuje nejsilnější agresivitu a vysvětluje nejvíce

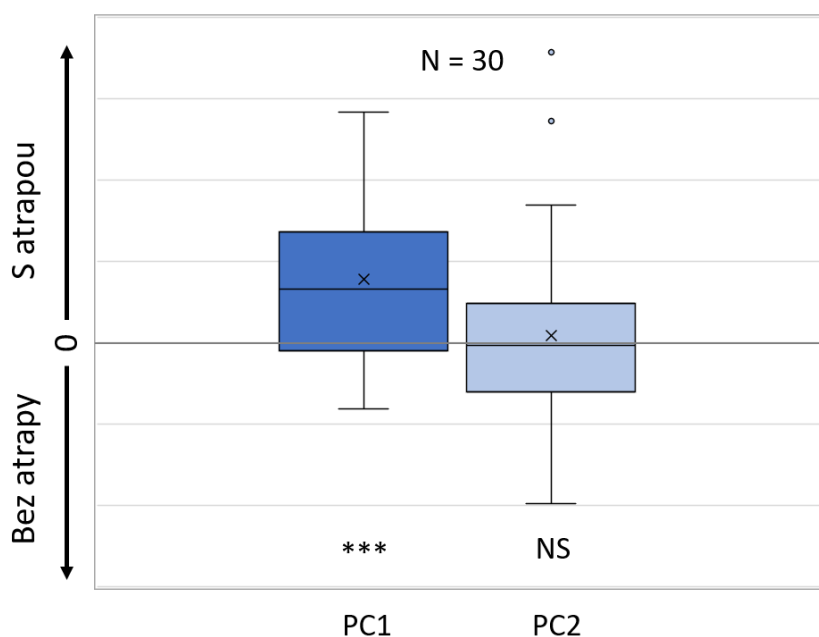


Obrázek 13 - Rozdíl v reakcích budníčků na 1. vs. 2. pokus, Wilcoxonův párový test

variability. Ukázalo se, že pro první faktor pořadí pokusů nehrálo roli (Wilcoxonův párový test, $p = 0.570$, obrázek 13). Druhá osa (PC2) nebyla pro další analýzu příliš důležitá, ale uvedu zde výsledky i pro ni. Test ukázal signifikantní rozdíl mezi pokusy (Wilcoxonův párový test, $p = 0.001$), ve druhém byla reakce samců slabší (obrázek 13). Tento rozdíl je pravděpodobně způsoben pěti samci, kteří se v druhém pokusu drželi ve větší vzdálenosti (minimální vzdálenost 5 nebo 8 m), jinak se všichni samci v obou pokusech přiblížili výrazně více (příloha 2 a 3).

Testování reakcí na pokusy s atrapou vs. bez atrapy

Po ověření, že pořadí pokusů nemělo vliv na pro nás podstatný první faktor (PC1), jsem mohla přistoupit k otestování hypotézy, jestli samci reagují agresivněji, pokud je v pokusu přítomna atrapa. Ukázalo se, že přítomnost atrapy výrazně zesílila agresivní reakci samců (Wilcoxonův párový test, $p < .001$, obrázek 14). Zatímco vyhodnocení reakcí shrnutých druhým faktorem (PC2), neodhalilo významný rozdíl, když byly zahrnuty první i druhé pokusy (Wilcoxonův párový test, $p = 0.792$, obrázek 14), ani když byly zahrnuty pouze první pokusy (Mann-Whitney U test, $p = 1.000$).

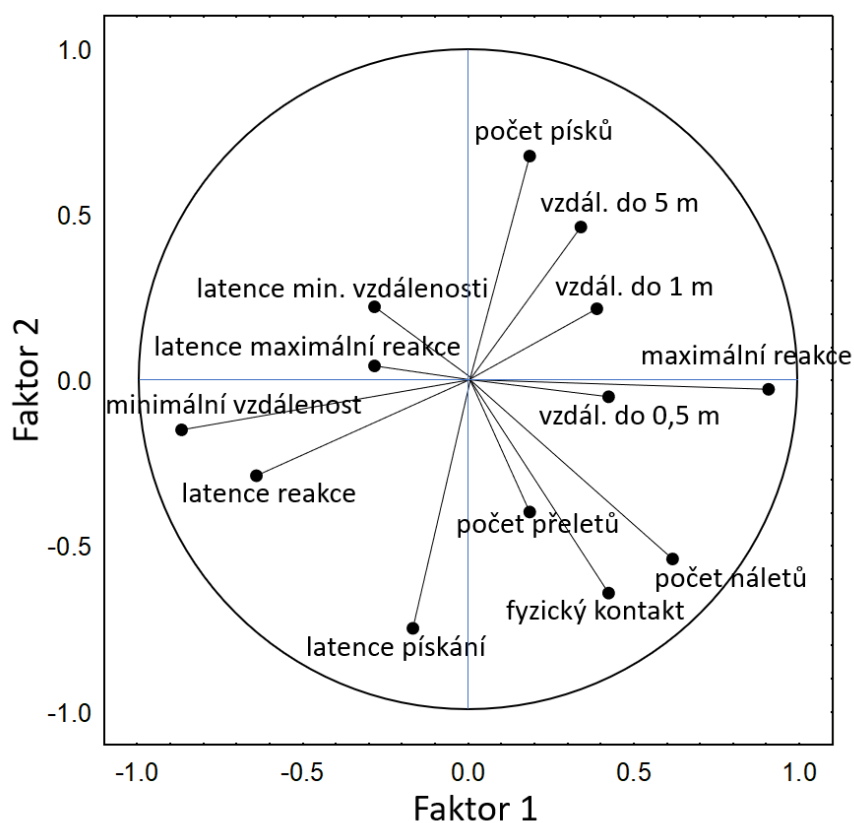


Obrázek 14 - Rozdíl v reakcích budniček na pokus bez atrapy vs. s atrapou, Wilcoxonův párový test

3.2 Strnadi

Analýza hlavních komponent

Pro strnady bylo do analýzy hlavních komponent (PCA) zahrnuto 13 parametrů. Tyto proměnné rozložila PCA (obrázek 15) tak, že s prvním faktorem (PC1), který vysvětluje 25 % celkové variability, nejvíce koreluje maximální reakce a minimální dosažená vzdálenost (tabulka 6). Maximální reakce koreluje negativně a minimální vzdálenost pozitivně, protože v čím větší vzdálenosti se samci zdržovali, tím slabší byla jejich reakce. Silněji negativně koreluje s prvním faktorem také počet náletů a pozitivně latence reakce. Čím víc samci dělali nálety a čím dříve začali reagovat, tím silnější byla jejich reakce. První osa tak shrnuje spíše fyzické behaviorální reakce. Naproti tomu druhý faktor (PC2), který vysvětluje 18 % variability, zahrnuje převážně vokální reakce, protože nejsilněji koreluje s latencí pískání a počtem písků (tabulka 6). Latence pískání koreluje negativně a počet písků pozitivně, protože čím dříve strnadi začali pískat, tím víc písků měli možnost stihnout vyprodukovat. S druhým faktorem koreluje silněji negativně i doba strávená fyzickým kontaktem a o něco méně také nálety. Většina samců totiž hodně



Obrázek 15 - První dvě ordinační osy analýzy hlavních komponent (PCA) znázorňující vztahy všech zahrnutých parametrů reakce strnadů obecných. Faktor 1 vysvětluje 25 % variability, faktor 2 vysvětluje 18 % variability. Upozorňuji, že směr první osy je překlopen tak, aby agresivita směřovala vpravo.

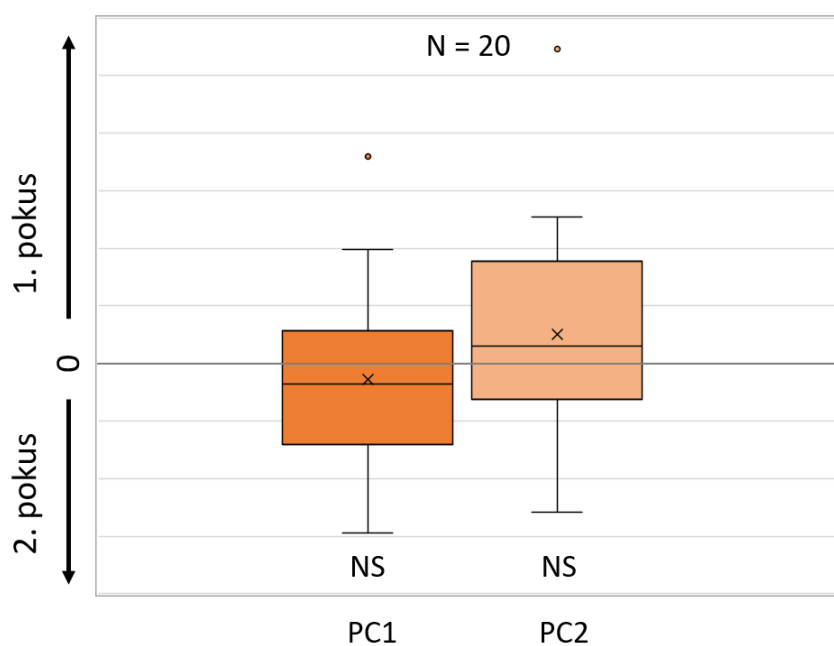
pískala, ale moc neútočila ani nenalétala. Naproti tomu samec, který útočil několikrát, nepískal vůbec.

Tabulka 6 - Korelace jednotlivých proměnných s ordinačními osami analýzy hlavních komponent (PCA) pro strnady obecné. Tučně jsou vyznačeny nejsilnější korelace.

Proměnné	Faktor 1	Faktor 2
přelety	-0,19	-0,40
nálety	-0,62	-0,55
fyzický kontakt (FK)	-0,42	-0,65
minimální vzdálenost	0,87	-0,16
maximální reakce	-0,91	-0,03
latence max. reakce	0,28	0,04
vzdálenost <0.5 m	-0,41	-0,04
vzdálenost <1 m	-0,39	0,22
vzdálenost <5 m	-0,34	0,47
latence reakce	0,64	-0,29
latence min. vzdálenosti	0,28	0,23
latence pískání	0,16	-0,75
počet písků	-0,19	0,68

Testování ovlivnění druhých pokusů

U strnadů jsem také nejdřív ověřovala, jestli nebyly ovlivněny druhé pokusy předchozí zkušeností. Prokázalo se, že pořadí pokusů nehrálo významnou roli v případě fyzické

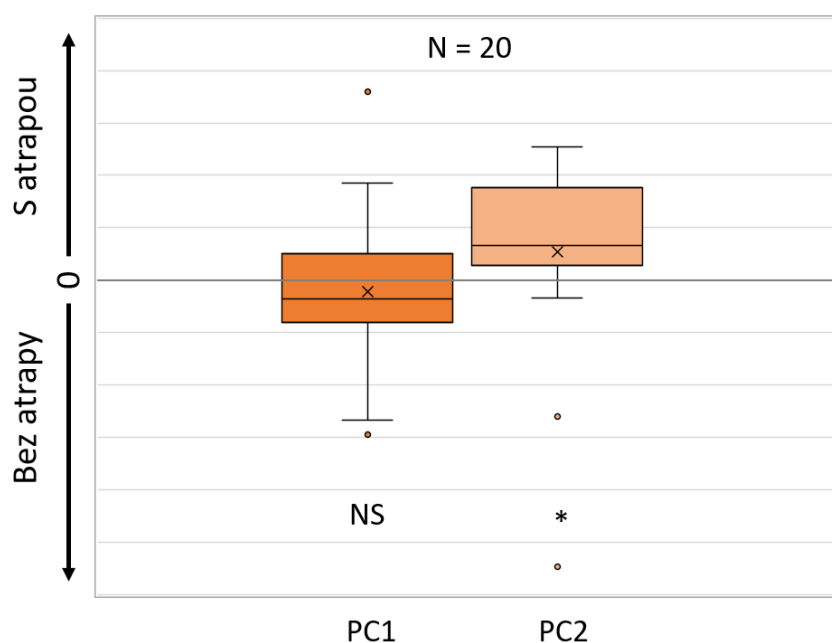


Obrázek 16 - Rozdíl v reakcích strnadů na 1. vs. 2. pokus, Wilcoxonův párový test

behaviorální reakce vyjádřené prvním faktorem (PC1, Wilcoxonův párový test, $p = 0.294$, obrázek 16), ani v případě vokální reakce vyjádřené druhým faktorem (PC2, Wilcoxonův párový test, $p = 0.388$, obrázek 16). Bylo tedy možné přistoupit k další analýze.

Testování reakcí na pokusy s atrapou vs. bez atrapy

Při porovnání reakcí na pokus s atrapou a pokus bez atrapy se prokázal signifikantní rozdíl ve vokální reakci (PC2, Wilcoxonův párový test, $p = 0.021$, obrázek 17). Samci výrazně více pískali v přítomnosti atrapy (obrázek 11). V ostatních behaviorálních reakcích se rozdíl neprojevil (PC1, Wilcoxonův párový test, $p = 0.312$, obrázek 17).



Obrázek 17 - Rozdíl v reakcích strnadů na pokus bez atrapy vs. s atrapou, Wilcoxonův párový test

4. Diskuze

Výsledky pokusů potvrdily hypotézu, že se ptáci budou chovat v pokusech s atrapou a bez atrapy odlišně. Oba druhy reagovaly výrazněji v pokusech, kde byla přítomna vycpanina. Způsob, jakým samci na atrapu reagovali, byl ovšem u každého druhu dost odlišný. Předpokládali jsme, že atrapa dá samcům terč, na který budou moci útočit, a že se tudíž pravděpodobně fyzická agresivita v pokusu s atrapou zvýší. U budníčků se to potvrdilo, docházelo k fyzickým kontaktům s atrapou a mnohdy byly tyto kontakty velmi dlouhé. S tím se pojila i doba, kterou samci trávili ve vzdálenosti menší než 0,5 metru. V přítomnosti atrapy v ní setrvali déle, do jisté míry i kvůli tomu, že dlouho sedávali na atrapě. V dalších prvcích chování nebyl u budníčků mezi oběma pokusy významný rozdíl.

U strnadů se hypotéza agresivnější reakce na vizuální stimul nenaplnila způsobem, jaký bychom čekali. Ve dvou případech sice došlo k útoku, většina samců však své chování změnila v přítomnosti atrapy pouze tak, že výrazně více produkovali vokalizaci nazývanou v této práci jako pískání. Hansen (1984) považuje pískání (v jeho studii „conflict call“) za signál zvýšené agresivity, protože se pojí s přiblížením samce k vetřelci, ať už v podobě živého ptáka nebo simulace pomocí reproduktoru, a je produkován především v průběhu teritoriálních střetů. Signály považované za agresivní, které se vyskytují v agresivním kontextu, mohou být stejně tak signály submisivní (Searcy et al. 2006), pokud neověříme, že splňují potřebná kritéria (Searcy & Beecher 2009). Jednoznačné ověření pro pískání sice nemáme, myslím si však, že se Hansen neplete. Dalo by se tedy říct, že se u strnadů v mých pokusech zvýšila v přítomnosti atrapy vokální agresivita. Další vokální projevy mimo pískání nebyly analyzovány, protože ve 27 (15 s atrapou, 12 bez atrapy) pokusech ze 40 samců v podstatě vůbec nezpívali, většina jedinců hlavně pískala, případně při tom produkovali také kontaktní volání, které stojí v míře naléhavosti signálu někde mezi zpěvem a pískáním (Hansen 1984), jeho role však pravděpodobně není primárně agresivní. Pískání tak bylo pro analýzu nejpodstatnější.

Budníčci působí jako obecně velmi agresivní druh. Z mých předchozích zkušeností a zkušeností kolegů nemají žádný problém útočit na model vyrobený z látky (příloha 1), nebo na reproduktor (Linhart et al. 2013, vlastní pozorování). Blízce příbuzní budníčci větší dokonce bez problému útočili i na vycpaninu slavíka obecného (T. Petrusková, osobní sdělení, 2021). Z těchto skutečností vyvozují, že je pro budníčky používání vycpanin zbytečné, pokud si to vyloženě nežádá zaměření experimentu, jako například při zkoumání vlivu zbarvení perí a podobně. Vycpaniny jsou těžce dostupné a budníčci jsou schopni je velmi rychle zničit. Pro

běžné playbackové experimenty tak nepochybně stačí vyrobit podobně vypadající model a možná nejvýhodnější je nepoužít atrapu vůbec a přehrávat jenom zpěv. Atrapa totiž chování u tohoto druhu maximalizuje natolik, že velkou část pokusu může pták trávit ve fyzickém kontaktu s ní. Tím se zužuje škála prvků chování, které lze vyhodnocovat a mohlo by se stát, že se vlivem přítomnosti atrapy zcela setře rozdíl v reakci na zkoumané stimuly. Může být proto žádoucí neposkytnout tak jednoznačný terč, aby se zvýšila šance rozprostření chování samců do gradientu, z kterého bude rozdíl lépe patrný. Jak jsem již psala, pro budníčky je dostatečným cílem i reproduktor, zvláště pokud je větší, tak po něm samci poskakují, hledají schovaného nepřítele, i do něj klovou (vlastní pozorování).

Pro strnady bych hlavně doporučila nespoléhat se pouze na sledování typických fyzických behaviorálních parametrů, jako je přiblížení k reproduktoru, přelety, nálety a útok. Vyhodnocení vokální reakce je u nich nezbytné pro získání skutečně vypovídajících výsledků. Bez sledování vokalizace, a především pískání, by vůbec nemusel být zachycen rozdíl v reakci na studované stimuly. Co se týká atrapy, není výhodnost či nevýhodnost jednoznačná. Pravděpodobně nebude ke škodě, zároveň ale u většiny jedinců nejspíš škálu reakcí nerozšíří. Záleží tedy především na zaměření případného výzkumu. Atrapa zvýší přirozenost pokusu, umožní samci zaútočit, pokud by se k tomu rozhodl. Naproti tomu přidává vizuální stimul, který může mít na chování ptáka také určitý vliv, takže například při zkoumání významu nějakých struktur zpěvu může zkomplikovat vyhodnocení.

4.1 Faktory, které mohly ovlivnit chování ptáků v pokusech

Chování samců v pokusech mohly ovlivnit další faktory, jako například vzhled atrapy. U strnadů mohla atrapa prezentovat příliš silného nebo slabého jedince. Pokud by jedinec byl moc slabý, nemuseli by samci cítit tak silnou potřebu k hrubším zásahům, protože by pro ně představoval menší hrozbu. V případě mnou použité atrapy bych spíš očekávala opačný případ, že mohli někteří samci považovat tohoto nepřítele za silnějšího, protože zbarvení působí středně až výrazněji žluté. Žlutější zbarvení je u strnadů považováno za ukazatel kvality samce (Sundberg 1995). Míra sytosti žlutého zbarvení souvisí s věkem samce (Sundberg 1995, Kauzál 2017). Starší a žlutější samci jsou zkušenější, atraktivnější pro samice, mají větší úspěšnost při odchovu mláďat a zároveň bývají dominantnější a ochotnější reagovat agresivně (Sundberg & Larsson 1994, Sundberg 1995). Strnadi tak mohli považovat střet s tímto jedincem za více riskantní. Ve všech pokusech byla pro strnady použita jen tato jedna atrapa, takže nelze

porovnat, jestli by se s jinou odvážili k větší agresi. Použití vícero atrap by však vneslo další významnou proměnnou, která by mohla mít na chování ptáků vliv, a mohlo by dojít v tomto vzorku dat ke ztížení interpretace výsledků. Takto reagovali všichni samci na stejný vizuální stimul a měnil se pouze zpěv. Získat vícero kvalitních taxidermických preparátů také není jednoduché, navíc jsou vycpaniny křehké a útočící samci je snadno zničí, jak bylo možné vidět u budníčků. Chtěli jsme ale co nejpřirozenější vzhled, a proto jsme nepoužili modely vytvořené z jiných materiálů. Pro ověření výsledků pro strnady by bylo dobré zkusit pokusy i s jinou atrapou. Nicméně testovaní samci byli různě výrazně žlutě zbarvení a nejspíš i různě staří, rozhodně nijak nepřevažovali méně výrazní samci. Celkově slabší reakce strnadů se tak tímto nedají dobře vysvětlit, a i s jinou atrapou by pravděpodobně bylo dosaženo obdobných závěrů.

U budníčků byly nakonec použity dvě atrapy. Jejich vzhled se v průběhu pokusování samců postupně měnil, protože je samci ničili při útocích a já jsem je následně opravovala. Většina samců tak potkala atrapu v trochu jiné podobě. Po setkání s některými jedinci byl stav vycpanin opravdu žalostný, opravy proto již nemohly zajistit, aby bylo dosaženo původní kvality vzhledu. Opravovaná atrapa mohla tedy představovat buď jedince ve špatném zdravotním stavu nebo vyloženě nepřirozený stimul, což mohlo mít na reakci samců vliv. Zásadní změnu v chování v závislosti na stavu atrapy jsem však u budníčků nepozorovala. Jak jsem již zmiňovala, budníčci nemají žádný problém útočit na model vyrobený z látky (příloha 1). Dokonce je pro ně dostatečným terčem i samotný reproduktor (Linhart et al. 2013). Je tedy poměrně nepravděpodobné, že by výměna atrap budníčky nějak výrazně ovlivnila.

Agresivita může být ovlivněna také obdobím. Mnohé druhy reagují nejsilněji v době před kladením vajec (Petrusková et al. 2007). V období kladení a inkubace vajec pak může reaktivnost samců na playback výrazně poklesnout (Nowicki et al. 2002). Na strnadech jsem začala s pokusy na začátku sezóny v březnu, samci však ještě nejevili příliš zájem. Povedlo se otestovat jednoho samce, kterého jsem zařadila do analýzy. Celkově nízký zájem strnadů mě však přesvědčil, že bude lepší držet se zkušenosti jiných pozorovatelů (Hiett & Catchpole 1982, Bílková 2015) a s dalšími pokusy počkat na později. Strnadi jim reagovali na playbacky pouze v období od května do července. Ostatní pokusy jsem tak i já uskutečnila v květnu a červnu. Všechny experimenty tedy proběhly v období, kdy strnadi na playbacky reagují nejochotněji. Budníčci reagovali docela ochotně po celou dobu, kdy pokusy probíhaly. Pokud někteří samci vůbec nereagovali, nebyli do analýzy zařazeni.

Mohlo se také stát, že jsem v některých případech špatně odhadla střed teritoria, nebo byl střed v nevhodném místě, kam nebylo možné reproduktor umístit, a tak došlo k nucenému posunu. U některých druhů pěvců projevují samci silnější agresivitu na playback ze středu než

z okraje teritoria (Giraldeau & Ydenberg 1987), pokud jsem tedy u části pokusů posunula reproduktor více k okraji, mohly být reakce samců v takové situaci slabší. U většiny pokusů jsem však nejspíš odhadla umístění správně a dala ho do nebo poblíž středu teritoria. Na výsledky by navíc případná chyba neměla mít žádný vliv, neboť jsem vždy mezi sebou porovnávala dva pokusy od jednoho samce a pro něj bylo umístění v obou případech stejné. Chování mohla ovlivnit také struktura vegetace v teritoriu. Například, pokud v okolí reproduktoru nebyl dostatek větví a dalších částí vegetace vhodných k posedu, znemožnilo by to samci přibližovat se postupně. Snažila jsem se místo vybírat tak, aby samec možnost postupného přiblížení měl, ne vždy to však prostředí umožnilo. Někdy také vegetace ztěžovala výhled na testovaného jedince a vzdálenost tak musela být odhadnuta s menší přesností. Do analýzy však nebyly zařazeny pokusy, kde by s tímto byl větší problém.

Na agresivitu v teritoriálních střetech může mít značný vliv i hustota populace, protože v hustší populaci je prostředí kompetitivnější. Větší počet jedinců může vést k častějším potyčkám a vyšším hladinám testosteronu, který je s teritoriálním chováním a agresivitou úzce spjat (Pearson & Rohwer 2000). Například lesňáčci žlutočelí reagují agresivněji v Kalifornii, kde je populace hustší, než na Aljašce, kde je hustota populace nižší (Yoon et al. 2012). Tento příklad porovnává dva státy, což jsou dost velké oblasti. Rozdíly v hustotách se ale projevují i na menších škálách (Pearson & Rohwer 2000), hustota populací na jednotlivých lokalitách by mohla na agresivitu jedinců dopadat ještě příměji než hustota v celé oblasti. Na základě podnětného komentáře o této možnosti při prezentaci tématu diplomové práce jsme se rozhodli hustotu populace při pokusech zaznamenávat. Nápad přišel až v době, kdy už část pokusů proběhla, pro tyto pokusy jsem proto mohla hodnoty odhadnout už pouze z paměti. Při dalších pokusech jsem si na místě zaznamenávala, kolika velmi blízce sousedících samců jsem si všimla a jak vysoká mi připadala hustota v dané části lokality. Všechny hodnoty byly pouze odhadem a pozorováním, do náročnějších metod objektivního měření jsme se nepouštěli, protože tyto informace nebyly cílem práce, ale spíše vedlejším zájmem. Je také potřeba poznamenat, že v terénu probíhala určitá selekce samců. Nemělo by smysl vydávat se hledat jedince na pokusování do oblastí, kde bych si myslela, že jich bude málo. A naopak na místech, kde byli jedinci ve velkých počtech a měli teritoria blízko sebe, nebylo moc dobře možné provést pokus bez zásahu sousedních samců. Samy tyto okolnosti tak tlačily k výběru většiny jedinců ze středních hustot. I tak však mezi pokusovanými samci byla část z izolovanějších míst nebo naopak z hustěji obsazených míst. Při průzkumu dat jsem se zaměřila na nejvýznamnější parametry reakce (faktor 1, faktor 2, fyzický kontakt, minimální vzdálenost a počet pískání) a vynesla jsem tato data pro jednotlivé samce do grafů na základě toho, z jakých byli hustot

a kolik měli sousedů, pak jsem jejich reakce porovnávala v prvních pokusech, druhých pokusech, s atrapou a bez atrapy. Jediný patrný rozdíl v reakcích byl vidět u budníčků z nižších hustot s méně sousedícími jedinci ve druhém pokusu. Tito samci reagovali v druhém pokusu slaběji (PC1) než samci ze středních hustot. V dalších parametrech nebyl ani u jednoho z druhů viditelný výrazný rozdíl. Do sofistikovanější analýzy jsem se nepouštěla, neboť data opravdu nebyla příliš exaktní.

4.2 Rozdíl v agresivitě modelových druhů

Zajímavou otázkou je, co je příčinou odlišnosti v míře agresivity a jejích projevech u mnou zkoumaných druhů. Během terénních pokusů se strnadi projevovali jako celkově mírnější druh, budníčci jsou naopak velmi bojovní a stojí spíše na opačném konci škály agresivity. Za těmito značnými rozdíly by mohl být odlišný způsob života. Budníčci jsou druhem migrujícím. Jejich hnízdní sezóna je tedy ohraničena a podřízena přiletu ze zimovišť na jaře a odletem na podzim. Samci migrujících druhů jsou obvykle pod silnějším tlakem k tomu, aby založili a ustálili svá teritoria rychle po přiletu. Celý proces hnízdění musí totiž zvládnout v omezeném čase, aby stihli i přípravu na podzimní migraci (Garamszegi et al. 2008). Díky tomu může být kompetice o zdroje a partnery intenzivnější a vést k vyšším hladinám androgenů (Garamszegi et al. 2008). Podle dat z kroužkování a zpětných odchytů se odhaduje, že meziročně přežívá přibližně 30 % jedinců budníčků (Johnston et al. 2016, Kiss et al. 2020). Migrace a vyšší míra mortality pravděpodobně znamenají větší změnu jedinců v teritoriích, a tím méně stabilní prostředí vztahů mezi sousedními samci, což může opět vyvolávat potřebu vyšší agresivity. Navíc primárním úkolem samců budníčků v hnízdním období je kromě přilákání a udržení samičky právě obrana teritoria, dalším úkonům spojeným s reprodukcí se tolik nevěnují, protože se stavbou hnízda a inkubací samici nepomáhají a s krmením mláďat jen málo (Brandl 1996, Rodrigues 1996).

Strnadi jsou naproti budníčkům u nás velice stálí, ani v zimě se příliš nevzdalují od stanovišť, kde v hnízdní sezóně udržují teritorium, přesouvají se pouze na kratší vzdálenosti za potravou (Cepák et al. 2008). Díky kroužkování a zpětnému odchytu také víme, že disperze mladých jedinců je velice malá (Cepák et al. 2008). Většina strnadů zůstává v blízkém okolí svého rodiště. Ze stejného typu dat se odhaduje, že z roku na rok přežívá přibližně 54 % jedinců strnadů (Siriwardena et al. 1998, Robinson 2005). Strnadi samci tak mají větší příležitost poznat jedince ze svého okolí a dlouhodoběji s nimi interagovat, protože se potkávají po celý rok, velká

část jich přežívá do další hnízdní sezóny a příliv úplně cizích samců je kvůli jejich nízké disperzi malý. Pro udržování stabilních teritorií proto možná stačí menší míra agresivity. Při pokusech jsme simulovali vpád cizího samce, takže na tuto situaci by neměla mít známost mezi místními samci vliv. Nicméně agresivita by mohla i na základě výše popsaných okolností být snížena obecně u celého druhu, nebo alespoň u celých vysoce stálých populací. Například sedentární populace bramborníčků černoškových (*Saxicola torquata rubicola*) vykazují relativně vyrovnanou agresivitu v průběhu celého roku a celková míra agresivity je nižší než u populace migrující, a to i v hnízdní sezóně (Marasco et al. 2011). Autoři této studie se také domnívají, že posun teritoriální agresivity spíše k mírnějšímu defenzivnímu chování, které upřednostňuje zastrašování nepřítele a snaží se vyhnout fyzickému kontaktu, může být pro sedentární populace výhodné v tom, že sníží náklady spojené s teritoriálním chováním. Samci také výrazně pomáhají s krmením mláďat (Sundberg & Larsson 1994), možná proto potřebují i více šetřit energii na tyto náročné aktivity.

Vliv migrace a obývaného prostředí na míru agresivity druhu je nesporně zajímavým tématem a je zde značný potenciál k dalšímu výzkumu. Otestováním dalších druhů by bylo možné odhalit, jestli skutečně existuje nějaký trend k nižší agresivitě u sedentárních a vyšší agresivitě u migrujících druhů.

4.3 Porovnání výsledků s publikovanými studiemi

Studiemi, s kterými lze výsledky této diplomové práce porovnat, jsou Akçay et al. (2011) a Randler & Randler (2020), které jsem zmínila již v úvodu. Modelovým druhem studie Akçay et al. (2011) byli strnadcí zpěvní (*Melospiza melodia*) a zaměřením výzkumu nebyl vliv atrapy, ale ověření agresivních signálů u strnadců. Na to měli autoři bohužel málo útočících samců (3 ze 13), ale studie je přesto užitečná právě v tématu atrapy. Stejně jako v této diplomové práci totiž dělali na každém jedinci jeden pokus s atrapou a jeden bez atrapy. Metodika je velmi podobná a studie tak poskytuje výsledky pro další druh, které jsou dobře porovnatelné s mými. Jako atrapa byla použita vycpanina (taxidermický preparát). Na vzorku 13 samců se ukázalo, že atrapa u strnadců agresivitu v několika aspektech zvyšuje. V přítomnosti atrapy samci signifikantně více zpívali tiché zpěvy (které jsou považovány za agresivní signál a jejichž význam v této studii ověřovali), méně zpívali hlasité zpěvy a delší dobu setrvali ve vzdálenosti do 1 metru od reproduktoru. Při pokusech s atrapou také častěji přelétali a dvojnásobně často mávali křídly, tyto rozdíly však nedosáhly significance. Studie tedy

podporuje teorii, že atrapa zvyšuje agresivní odpověď. Projevy agresivity však byly u tohoto druhu zase trochu jiné než u mnou zkoumaných druhů a atrapa nevyvolala tolik útoků, jak by asi i autoři studie původně očekávali. V další studii (Akçay et al. 2013) nicméně autoři zdůvodňují neochotu samců útočit tím, že byla atrapa připevněna přímo na velký reproduktor. Když v dalším výzkumu použili malý nenápadný reproduktor a atrapu připevnili na vegetaci poblíž, tak se procento útočících samců výrazně zvýšilo (ze 23% v první zmíněné studii na 65% v té pozdější).

Autoři studie Randler & Randler (2020) se zaměřili vyloženě na vliv atrapy a její pohyblivosti. Modelovým druhem byli brhlíci lesní (*Sitta europaea*) a pokusy probíhaly ve 12 teritoriích. Podstatnou odlišností je fakt, že experimenty probíhaly na podzim, mimo hnízdní období, a playbackové nahrávky obsahovaly pouze volání. Testovány byly čtyři scénáře – samotný playback, playback a nepohyblivá dřevěná atrapa, playback a atrapa náhodně se otáčející pomocí robotického zařízení, playback s pohybujícím se robotickým zařízením bez atrapy. Reakce na všechny scénáře byly srovnatelně silné, nebo spíše mírné. Neprokázal se žádný výrazný vliv přítomnosti atrapy nebo její pohyblivosti na sílu reakce a agresivitu, je ale zajímavé, že pohyblivá atrapa vyvolala nejvariabilnější odezvu. Autoři očekávali silnější reakci na pohyblivou atrapu než na ostatní stimuly, výsledky pro ně proto byly překvapivé. Přesto, že jsou brhlíci lesní teritoriální i v mimohnízdním období, autoři uvádějí, že reagují silněji v hnízdní sezóně. Navíc se projevil velmi signifikantně efekt pořadí pokusů, ač mezi jednotlivými experimenty byl rozestup několika dní. Tento vliv byl však vyvážen střídajícím se pořadím jednotlivých scénářů v různých teritoriích, výsledky jsou tudíž stále relevantní. Přesto bych je spíše nezahnula mezi ty opravdu podstatné při vytváření závěrů ohledně vlivu statické a pohyblivé atrapy v playbackových experimentech, a to hlavně kvůli období, kdy byly pokusy provedeny. Většina playbackových experimentů totiž bývá uskutečněna v hnízdní sezóně. Koncept je nicméně dobrý a pokud by se takto v budoucnu otestovaly další druhy v hnízdním období, přineslo by to velmi užitečná data.

5. Závěr

Výsledky mé práce naznačují, že atrapa ovlivňuje reakce testovaných jedinců, které se však u různých druhů mohou projevovat odlišně. Toto tvrzení podporuje i další dostupná studie, ve které dělaly podobné experimenty (Akçay et al. 2011). Přidání atrapy často reakci do nějaké míry zesílí, ale projevy jsou různé pro každý druh a některé druhy nemusí být její přítomností ovlivněny téměř vůbec. Nelze automaticky předpokládat, že atrapa vždy zvýší fyzickou agresivitu. U některých druhů to tak je a může docházet i k velmi intenzivním a dlouhým útokům, u jiných se však silnější agresivita může projevit nenápadněji: zvýšeným počtem volání nebo tichých zpěvů, delším setrváváním poblíž atrapy, větším množstvím vizuálních signálů (například mávání křídlů) a podobně. Vliv atrapy tedy nelze generalizovat a je potřeba znát konkrétní druh a jeho chování, aby bylo možné nejlépe posoudit, jestli v daném kontextu bude použití atrapy přínosné nebo ne. Případně by bylo vhodné udělat nejprve pár pilotních pokusů, podle kterých bude možné její efekt na daný druh zhodnotit.

U méně a středně agresivních druhů může přidání atrapy rozšířit škálu chování a tím usnadnit vyhodnocení rozdílů v reakcích, u hodně agresivního druhu by mohlo naopak dojít k potření rozdílů, protože reakce bude maximalizována natolik, že se sníží počet parametrů, které je možné vyhodnocovat. V takovém případě může být výhodnější atrapu vynechat. Stejně tak ji lze vynechat v experimentech, kde je cílem zkoumat akustickou odpověď. Například, jestli samec nějak změní zpěv v reakci na prezentované stimuly. Stává se totiž, že samci některých druhů (např. strnad obecný, linduška lesní, slavík modráček, budníček větší; T. Petrusková, osobní zkušenost, 2021) brzy po zaslechnutí zpěvu simulovaného vetřelce sami přestanou zpívat a přecházejí pouze na behaviorální reakci, případně používají agresivní volání, a rozezpívají se znovu až nějakou dobu po ukončení playbacku. Pokud je v pokusu přítomna i atrapa, zvyšuje se pravděpodobnost, že bude samec trávit celý pokus útočením a létáním kolem atrapy a nebude při tom vůbec zpívat. Naopak nezbytná je atrapa v pokusech, kde potřebujeme ověřit agresivní záměr jedinců a spolehlivost nejednoznačných agresivních signálů. Při zkoumání mezidruhové agresivity může být vizuální stimul důležitý k rozpoznání druhu a pokud ho neposkytneme, můžeme získat data, která nebudou odpovídat realitě. Je také důležité brát v potaz skutečnost, že hormonální odezva na samotný zpěv, nebo zpěv se statickou atrapou, nebo na živého ptáka, může být odlišná, i když bude běžná behaviorální reakce podobná.

Atrapa zvyšuje přirozenost pokročilé fáze teritoriálního střetu (Catchpole 1977). Testovanému samci poskytuje příležitost zaútočit, ale i posoudit vzdálenost a velikost nepřítele

(Brumm and Ritschard 2011, Turčoková et al. 2011), což může být při výzkumu vokalizace velmi důležité. Nejpřirozenější vizuální stimul poskytují vycpaniny, ty se ale někdy obtížně shánějí a mohou být snadno zničeny. Je však možné používat i kvalitně zpracované umělé atrapy. Začíná se více objevovat také použití jednoduchých robotů, kteří činí atrapu pohyblivou, a tak ještě zvyšují podobnost přirozeným podmínkám. Je však potřeba počkat na další data, abychom mohli posoudit, jak výrazně tento rozdíl pomáhá zlepšit kvalitu výsledků a jestli se tudíž vyplatí robotizované modely vytvářet a častěji používat, či zda je rozdíl oproti statickým atrapám zanedbatelný.

6. Seznam Literatury

- Akçay, Ç., Tom, M. E., Campbell, S. E., & Beecher, M. D. (2013).** Song type matching is an honest early threat signal in a hierarchical animal communication system. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1756), 20122517.
- Akçay, Ç., Tom, M. E., Holmes, D., Campbell, S. E., & Beecher, M. D. (2011).** Sing softly and carry a big stick: signals of aggressive intent in the song sparrow. *Animal Behaviour*, 82(2), 377-382.
- Anderson, R. C., DuBois, A. L., Piech, D. K., Searcy, W. A., & Nowicki, S. (2013).** Male response to an aggressive visual signal, the wing wave display, in swamp sparrows. *Behavioral ecology and sociobiology*, 67(4), 593-600.
- Ballentine, B., Searcy, W. A., & Nowicki, S. (2008).** Reliable aggressive signalling in swamp sparrows. *Animal Behaviour*, 75(2), 693-703.
- Beecher, M. D., & Akçay, Ç. (2014).** Friends and enemies: How social dynamics shape communication and song learning in song sparrows. *Animal behavior*, 3, 33-61.
- Belinsky, K. L., Nemes, C. E., & Schmidt, K. A. (2015).** Two novel vocalizations are used by Veeries (*Catharus fuscescens*) during agonistic interactions. *PloS one*, 10(3), e0120933.
- Bentz, A. B., Philippi, K. J., & Rosvall, K. A. (2019).** Evaluating seasonal patterns of female aggression: Case study in a cavity-nesting bird with intense female–female competition. *Ethology*, 125(8), 555-564.
- Bílková, J. (2015).** Mezipopulační variabilita zpěvu strnada obecného: příčiny a důsledky. Praha, 2015. Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta, Katedra ekologie.
- Bradbury, J.W. & Vehrencamp, S.L. (1998).** Principles of animal communication. — Sinauer, Sunderland, MA.
- Brandl, P. (1996).** Mate fidelity in Chiffchaff *Phylloscopus collybita*. *Journal für Ornithologie*, 137(4), 528-531.
- Brumm, H., & Ritschard, M. (2011).** Song amplitude affects territorial aggression of male receivers in chaffinches. *Behavioral Ecology*, 22(2), 310-316.
- Catchpole C. K. & Slater P. J. B. (2008).** Bird song, biological themes and variations. Cambridge University Press, 335 stran.
- Catchpole, C. K. (1977).** Aggressive responses of male sedge warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) to playback of species song and sympatric species song, before and after pairing. *Animal Behaviour*, 25, 489-496.

- Cepák, J., P. Klvaňa, J. Škopek, L. Schröpfer, M. Jelínek, D. Hořák, J. Formánek, and J. Zárýbnický (2008).** Atlas migrace ptáků České a Slovenské Republiky. [Czech and Slovak Bird Migration Atlas.] Aventinum, Praha.
- de Kort, S. R., Eldermire, E. R., Valderrama, S., Botero, C. A., & Vehrencamp, S. L. (2009).** Trill consistency is an age-related assessment signal in banded wrens. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1665), 2315-2321.
- Falls, J. B. (1992).** Playback: a historical perspective. In *Playback and studies of animal communication* (pp. 11-33). Springer, Boston, MA.
- Garamszegi, L. Z., Hirschenhauser, K., Bókony, V., Eens, M., Hurtrez-Boussès, S., Møller, A. P., ... & Wingfield, J. C. (2008).** Latitudinal distribution, migration, and testosterone levels in birds. *The American Naturalist*, 172(4), 533-546.
- Garamszegi, L. Z., Pavlova, D. Z., Eens, M., & Møller, A. P. (2006).** The evolution of song in female birds in Europe. *Behavioral Ecology*, 18(1), 86-96.
- Giraldeau, L. A., & Ydenberg, R. (1987).** The center-edge effect: the result of a war of attrition between territorial contestants?. *The Auk*, 104(3), 535-538.
- Hansen, P. (1984).** Neighbour-stranger song discrimination in territorial yellowhammer *Emberiza citrinella* males, and a comparison with responses to own and alien song dialects. *Ornis Scandinavica*, 240-247.
- Harris, M. A., & Lemon, R. E. (1974).** Songs of song sparrows: Reactions of males to songs of different localities. *The Condor*, 76(1), 33-44.
- Hiett, J. C., & Catchpole, C. K. (1982).** Song repertoires and seasonal song in the yellowhammer, *Emberiza citrinella*. *Animal Behaviour*, 30(2), 568-574.
- Hof, D., & Hazlett, N. (2010).** Low-amplitude song predicts attack in a North American wood warbler. *Animal Behaviour*, 80(5), 821-828.
- Hof, D., & Podos, J. (2013).** Escalation of aggressive vocal signals: a sequential playback study. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1768), 20131553.
- Hyman, J. (2003).** Countersinging as a signal of aggression in a territorial songbird. *Animal Behaviour*, 65(6), 179-1185.
- Ivanitskii, V., Ilina, I., & Marova, I. (2020).** The sounds between the strophes: different chiffchaff taxa perform different tret calls in their song. *Bioacoustics*, 1-16.
- JASP Team (2020).** JASP (Verze 0.14.1). [Počítačový software]
- Johnston, A., Robinson, R. A., Gargallo, G., Julliard, R., van der Jeugd, H., & Baillie, S. R. (2016).** Survival of Afro-Palaeartic passerine migrants in western Europe and the impacts of seasonal weather variables. *Ibis*, 158(3), 465-480.

- Jones, J. A., Tisdale, A. C., Tucker, J. L., Bakermans, M. H., Larkin, J. L., Smalling, C. G., & Siefferman, L. (2016).** A case of mistaken identity: understanding the stimulus of agonism between two wood warblers. *Animal behaviour*, 114, 81-91.
- Kauzál, O. (2017).** Signaling function of plumage coloration in Yellowhammer males. Praha, 2017. Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta, Katedra ekologie.
- Kiss, C., Molnár Péter, P., Karcza Zsolt, Z., Lukács O, K., Winkler, D., & Gyurácz, J. (2020).** Study of apparent survival and capture probabilities of some passerines in Hungary. *North-Western Journal of Zoology*, 16(1), 78-83.
- Knaus, F. (2019).** Naturschutz: Wie der Schutz der Singvögel von 1335 mit der Biodiversitätsstrategie von 2012 zusammenhängt. V *Umweltpolitik in der Schweiz: Von der Forstpolizei zur Ökobilanzierung* (str. 72-91). NZZ Libro.
- Kubátová, H. (2018).** Vliv atrapy na chování pěvců v playbackových experimentech. Praha, 2018. Bakalářská práce. Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta, Katedra ekologie.
- Langmore, N. E. (1998).** Functions of duet and solo songs of female birds. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(4), 136-140.
- Leitner, S., & Catchpole, C. K. (2004).** Syllable repertoire and the size of the song control system in captive canaries (*Serinus canaria*). *Journal of neurobiology*, 60(1), 21-27.
- Linhart, P., Jaška, P., Petrusková, T., Petrusek, A., & Fuchs, R. (2013).** Being angry, singing fast? Signalling of aggressive motivation by syllable rate in a songbird with slow song. *Behavioural processes*, 100, 139-145.
- Macdougall-Shackleton, S. A. (1997).** Sexual selection and the evolution of song repertoires. In *Current ornithology* (pp. 81-124). Springer, Boston, MA.
- Marasco, V., Fusani, L., Dessì-Fulgheri, F., & Canoine, V. (2011).** Non-migratory stonechats show seasonal changes in the hormonal regulation of non-seasonal territorial aggression. *Hormones and behavior*, 60(4), 414-419.
- Marler P. & Slabbekoorn H. (2004).** *Nature's music: the science of birdsong*. Elsevier Academic Press, 504 stran.
- Naik, H., Bastien, R., Navab, N., & Couzin, I. (2019).** Animals in virtual environments. arXiv preprint arXiv:1912.12763.
- Nelson, B. S., & Stoddard, P. K. (1998).** Accuracy of auditory distance and azimuth perception by a passerine bird in natural habitat. *Animal Behaviour*, 56(2), 467-477.
- Nowicki, S., Searcy, W. A., Krueger, T., & Hughes, M. (2002).** Individual variation in response to simulated territorial challenge among territory-holding song sparrows. *Journal of Avian Biology*, 33(3), 253-259.

- Pearson, S. F., & Rohwer, S. (2000).** Asymmetries in male aggression across an avian hybrid zone. *Behavioral Ecology*, 11(1), 93-101.
- Petrusková, T., Kinštová, A., Pišvejcová, I., Mula Laguna, J., Cortezón, A., Brinke, T., & Petrusek, A. (2014).** Variation in trill characteristics in tree pipit songs: Different trills for different use? *Ethology*, 120(6), 586-597.
- Petrusková, T., Petrusek, A., Pavel, V., & Fuchs, R. (2007).** Territorial meadow pipit males (*Anthus pratensis*; Passeriformes) become more aggressive in female presence. *Naturwissenschaften*, 94(8), 643-650.
- Petruskova, T., Petrusek, A., Pavel, V., & Fuchs, R. (2008).** When an alien sings at a rival's post: a passerine excited by conspecific stimulus may show aggressive behaviour towards heterospecific individuals. *Folia Zoologica*, 57(3), 201.
- Poesel, A., Dabelsteen, T., Darden, S. K., Delhey, K., & Peters, A. (2007).** Territorial responses of male blue tits, *Cyanistes caeruleus*, to UV-manipulated neighbours. *Journal of Ornithology*, 148(2), 179.
- Projekt Nářečí českých strnadů, (2012 – 2021) [online].** Diblíková, L., Pipek, P., & Telenský, T.. [cit. 15.3.2021]. Dostupné z: <https://www.strnadi.cz/>
- Randler, C., & Randler, E. (2020).** Territorial Responses of Nuthatches *Sitta europaea*—Evaluation of a Robot Model in a Simulated Territorial Intrusion. *Birds*, 1(1), 53-63.
- Reid, J. M., Arcese, P., Cassidy, A. L., Hiebert, S. M., Smith, J. N., Stoddard, P. K., ... & Keller, L. F. (2004).** Song repertoire size predicts initial mating success in male song sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal Behaviour*, 68(5), 1055-1063.
- Ríos-Chelén, A. A., Salaberria, C., Barbosa, I., Macías Garcia, C., & Gil, D. (2012).** The learning advantage: bird species that learn their song show a tighter adjustment of song to noisy environments than those that do not learn. *Journal of Evolutionary Biology*, 25(11), 2171-2180.
- Robinson, R.A. (2005) [online].** *BirdFacts: profiles of birds occurring in Britain & Ireland*. BTO, Thetford. [cit. 24.3.2021]. Dostupné z: <http://www.bto.org/birdfacts>
- Rodrigues, M. (1996).** Parental care and polygyny in the chiffchaff *Phylloscopus collybita*. *Behaviour*, 133(13-14), 1077-1094.
- Rutkowska-Guz, J. M., & Osiejuk, T. S. (2004).** Song structure and variation in yellowhammers *Emberiza citrinella* from western Poland. *Polish Journal of Ecology*, 52(3), 333-345.
- Santema, P., Schlicht, E., Schlicht, L., & Kempenaers, B. (2017).** Blue tits do not return faster to the nest in response to either short-or long-term begging playbacks. *Animal Behaviour*, 123, 117-127.

- Scriba, M., & Goymann, W. (2008).** The decoy matters! Hormonal and behavioural differences in the reaction of territorial European robins towards stuffed and live decoys. *General and Comparative Endocrinology*, 155(3), 511-516.
- Searcy, W. A. (1992).** Measuring responses of female birds to male song. In *Playback and studies of animal communication* (pp. 175-189). Springer, Boston, MA.
- Searcy, W. A., & Beecher, M. D. (2009).** Song as an aggressive signal in songbirds. *Animal Behaviour*, 78(6), 1281-1292.
- Searcy, W. A., & Nowicki, S. (2019).** Birdsong learning, avian cognition and the evolution of language. *Animal Behaviour*, 151, 217-227.
- Searcy, W. A., Anderson, R. C., & Nowicki, S. (2006).** Bird song as a signal of aggressive intent. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(2), 234-241.
- Siriwardena, G. M., Baillie, S. R., & Wilson, J. D. (1998).** Variation in the survival rates of some British passerines with respect to their population trends on farmland. *Bird study*, 45(3), 276-292.
- Slater, P. J., & Mann, N. I. (2004).** Why do the females of many bird species sing in the tropics?. *Journal of Avian Biology*, 35(4), 289-294.
- Stoddard, P. K. (1996).** Vocal Recognition of Neighbors by Territorial Passerines. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*, 356-374.
- Sundberg, J. (1995).** Female yellowhammers (*Emberiza citrinella*) prefer yellower males: a laboratory experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37(4), 275-282.
- Sundberg, J., & Larsson, C. (1994).** Male coloration as an indicator of parental quality in the yellowhammer, *Emberiza citrinella*. *Animal Behaviour*, 48(4), 885-892.
- Svensson, L., Mullarney, K., Zetterström, D., Grant, P. J., & Doležal, R. (2016).** *Ptáci Evropy, severní Afriky a Blízkého východu*. Ševčík.
- Turčoková, L., Pavel, V., Chutný, B., Petrusek, A., & Petrusková, T. (2011).** Differential response of males of a subarctic population of Bluethroat *Luscinia svecica svecica* to playbacks of their own and foreign subspecies. *Journal of Ornithology*, 152(4), 975-982.
- Uy, J. A. C., Irwin, D. E., & Webster, M. S. (2018).** Behavioral isolation and incipient speciation in birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49, 1-24.
- Wingfield, J. C., & Wada, M. (1989).** Changes in plasma levels of testosterone during male-male interactions in the song sparrow, *Melospiza melodia*: time course and specificity of response. *Journal of Comparative Physiology A*, 166(2), 189-194.
- Ydenberg, R. C., Giraldeau, L. A., & Falls, J. B. (1988).** Neighbours, strangers, and the asymmetric war of attrition. *Animal Behaviour*, 36(2), 343-347.

Yoon, J., Sillett, T. S., Morrison, S. A., & Ghalambor, C. K. (2012). Breeding density, not life history, predicts interpopulation differences in territorial aggression in a passerine bird. *Animal Behaviour*, 84(3), 515-521.

7. Přílohy

Příloha 1 - fotografie látkové atrapy budníčka menšího



Příloha 2 - Tabulka s daty samců budničků menších, u nichž byl první pokus s atrapou. Způsob výpočtu parametrů je uveden v metodice.

kód samce	lokality	datum	pokus	atrapa	latence reakce (s)	počet přeletů	počet náletů	fyzický kontakt (s)	minimální vzdálenost (m)	latence min. vzdálenost (s)	maximální reakce	latence maximální reakce (s)	vzdálenost do 0,5 m (s)	vzdálenost do 1 m (s)	vzdálenost do 5 m (s)	vzdálenost do 10 m (s)	PC1	PC2	hustota populace	počet sousedů
BM_04.1	Praha	01.04.2017	1	ANO	50	2	3	4	0	263	7	263	28	50	232	0	-2,960	4,214	2	1
BM_04.2	Praha	02.04.2017	2	NE	28	0	0	0	5	28	3	28	0	0	203	34	-1,357	-2,929	2	1
BM_05.1	Praha	07.04.2017	1	ANO	51	3	7	4	0	105	6	105	68	50	166	0	-1,180	1,929	2	1
BM_05.2	Praha	08.04.2017	2	NE	14	0	0	0	0,5	173	4	173	10	19	229	0	-2,326	1,025	2	1
BM_13.1	Praha	07.06.2017	1	ANO	57	0	1	129	0	83	7	83	141	5	46	111	1,534	0,609	2	1
BM_13.2	Praha	08.06.2017	2	NE	17	1	0	16	0	37	7	52	82	54	152	55	0,508	0,378	2	1
BM_17.1	Velký Šenov	30.03.2019	1	ANO	23	3	0	1	0	107	6	107	6	0	81	65	-0,606	-0,051	2	1
BM_17.2	Velký Šenov	31.03.2019	2	NE	13	0	0	0	5	29	3	29	0	0	26	319	-0,423	-3,441	2	1
BM_20.1	Velký Šenov	30.03.2019	1	ANO	25	1	2	0	0,5	63	5	63	22	27	139	29	-0,628	-0,204	2	1
BM_20.2	Velký Šenov	31.03.2019	2	NE	23	1	0	0	1	36	4	36	0	14	14	121	-0,002	-1,772	2	1
BM_22.1	Praha	03.04.2019	1	ANO	30	0	1	0	0,5	155	5	210	39	30	110	31	-1,592	1,551	1	1
BM_22.2	Praha	04.04.2019	2	NE	15	1	0	0	0,5	128	4	128	67	15	75	10	-0,821	-0,043	1	1
BM_25.1	Broumy	06.04.2019	1	ANO	45	0	0	112	0	74	7	74	122	3	26	64	1,630	0,163	2	2
BM_25.2	Broumy	07.04.2019	2	NE	13	0	0	0	0,5	105	4	105	41	33	152	121	-1,067	0,052	2	2
BM_27.1	Broumy	06.04.2019	1	ANO	22	6	1	0	0,5	120	5	120	10	0	204	81	-1,849	0,002	1	0
BM_27.2	Broumy	07.04.2019	2	NE	5	2	0	0	0,5	128	4	128	21	28	146	160	-1,484	0,121	1	0
BM_31.1	Broumy	06.04.2019	1	ANO	22	0	0	337	0	23	7	23	337	1	0	6	4,933	-0,381	2	1
BM_31.2	Broumy	07.04.2019	2	NE	19	0	4	4	0	25	6	55	77	90	166	8	-0,033	1,123	2	1
BM_33.1	Broumy	20.04.2019	1	ANO	31	1	0	225	0	127	7	127	233	20	76	0	2,054	1,401	1	0
BM_33.2	Broumy	21.04.2019	2	NE	4	0	0	0	0,5	217	4	217	17	9	132	161	-2,208	1,255	1	0
BM_35.1	Broumy	21.04.2019	1	ANO	61	0	0	218	0	62	7	64	230	0	67	2	2,694	0,386	3	2
BM_35.2	Broumy	22.04.2019	2	NE	15	2	1	64	0	44	7	58	124	41	97	68	1,152	0,307	3	2
BM_37.1	Broumy	21.04.2019	1	ANO	13	0	1	72	0	79	7	85	114	7	16	112	1,431	0,192	1	0
BM_37.2	Broumy	22.04.2019	2	NE	6	0	0	0	8	6	1	6	0	0	0	93	-0,743	-5,253	1	0
BM_39.1	Broumy	21.04.2019	1	ANO	26	0	1	127	0	39	7	43	246	26	55	7	2,641	0,249	3	2
BM_39.2	Broumy	22.04.2019	2	NE	6	0	0	13	0	93	7	99	98	10	38	101	0,818	0,272	3	2
BM_41.1	Praha	30.05.2019	1	ANO	75	0	0	128	0	121	7	121	167	17	19	51	1,326	1,310	2	1
BM_41.2	Praha	31.05.2019	2	NE	7	6	1	8	0	85	7	129	84	22	32	193	0,137	0,361	2	1
BM_44.1	Praha	28.03.2020	1	ANO	23	4	3	2	0	38	6	38	12	7	144	174	-0,345	-0,518	1	0
BM_44.2	Praha	29.03.2020	2	NE	41	2	0	0	0,9	134	4	134	0	10	33	168	-1,288	-0,226	1	0

Příloha 3 - Tabulka s daty samců budničků menších, u nichž byl první pokus bez atrapy. Způsob výpočtu parametrů je uveden v metodice.

kód samce	lokality	datum	pokus	atrapa	latence reakce (s)	počet přeletů	počet náletů	fyzický kontakt (s)	minimální vzdálenost (m)	latence min. vzdálenost (s)	maximální reakce	latence maximální reakce (s)	vzdálenost do 0,5 m (s)	vzdálenost do 1 m (s)	vzdálenost do 5 m (s)	vzdálenost do 10 m (s)	PC1	PC2	hustota populace	počet sousedů
BM_11.1	Praha	07.06.2017	1	NE	23	1	3	0	0,5	89	5	91	65	52	70	33	-0,423	0,547	1	0
BM_11.2	Praha	08.06.2017	2	ANO	73	1	0	0	0,5	156	4	156	9	15	135	128	-2,041	0,808	1	0
BM_14.1	Praha	10.06.2017	1	NE	4	0	8	12	0	4	7	16	97	36	155	0	0,769	0,575	1	1
BM_14.2	Praha	11.06.2017	2	ANO	8	0	4	0	0,5	37	5	50	62	0	255	35	-0,624	-0,337	1	1
BM_19.1	Velký Šenov	30.03.2019	1	NE	10	2	6	32	0	71	7	128	84	122	84	34	-0,091	2,607	2	2
BM_19.2	Velký Šenov	31.03.2019	2	ANO	4	0	0	168	0	48	7	48	193	33	65	65	2,577	0,159	2	2
BM_23.1	Praha	03.04.2019	1	NE	13	8	3	1	0	55	6	84	33	28	152	42	-0,879	0,010	2	2
BM_23.2	Praha	04.04.2019	2	ANO	34	3	1	0	0,5	50	5	50	22	4	170	77	-0,726	-0,812	2	2
BM_26.1	Broumy	06.04.2019	1	NE	81	1	3	1	0	126	6	133	31	19	9	68	-0,674	1,252	2	1
BM_26.2	Broumy	07.04.2019	2	ANO	21	0	0	308	0	43	7	43	311	0	9	19	4,368	-0,136	2	1
BM_28.1	Broumy	06.04.2019	1	NE	74	2	1	0	0,5	112	5	112	36	37	72	141	-1,040	0,663	2	1
BM_28.2	Broumy	07.04.2019	2	ANO	11	0	0	310	0	50	7	50	310	0	9	30	4,348	-0,096	2	1
BM_32.1	Broumy	20.04.2019	1	NE	32	0	0	0	0,5	151	4	151	15	74	234	5	-2,306	1,587	2	2
BM_32.2	Broumy	21.04.2019	2	ANO	22	0	0	241	0	55	7	67	270	25	38	5	3,354	0,453	2	2
BM_34.1	Broumy	21.04.2019	1	NE	54	3	1	0	0,5	108	5	172	33	47	162	25	-1,790	1,256	2	2
BM_34.2	Broumy	22.04.2019	2	ANO	37	0	0	103	0	47	7	47	158	57	108	0	1,586	0,698	2	2
BM_36.1	Broumy	21.04.2019	1	NE	44	4	0	0	2	53	3	53	0	0	151	75	-1,454	-1,945	2	1
BM_36.2	Broumy	22.04.2019	2	ANO	12	6	0	0	5	12	3	12	0	0	101	111	-1,013	-3,850	2	1
BM_38.1	Broumy	21.04.2019	1	NE	17	0	7	0	0,5	67	5	73	36	47	111	84	-0,634	0,733	2	1
BM_38.2	Broumy	22.04.2019	2	ANO	7	3	0	7	0	25	6	25	43	42	106	162	0,379	-0,682	2	1
BM_40.1	Praha	30.05.2019	1	NE	94	3	2	1	0	153	6	173	9	16	79	162	-1,657	1,704	2	1
BM_40.2	Praha	31.05.2019	2	ANO	24	5	1	80	0	26	7	26	101	8	118	109	1,103	-0,603	2	1
BM_42.1	Praha	27.03.2020	1	NE	8	5	1	0	0,5	57	5	103	10	11	102	138	-0,805	-0,724	3	2
BM_42.2	Praha	28.03.2020	2	ANO	23	3	0	0	8	23	2	40	0	0	0	220	-1,076	-4,675	3	2
BM_43.1	Praha	27.03.2020	1	NE	10	4	2	20	0	58	7	92	125	39	86	37	0,558	0,565	1	1
BM_43.2	Praha	28.03.2020	2	ANO	6	7	0	191	0	23	7	23	225	26	86	17	2,585	-0,572	1	1
BM_45.1	Praha	06.04.2020	1	NE	73	2	0	0	1	73	4	73	0	5	184	83	-1,531	-0,663	2	1
BM_45.2	Praha	07.04.2020	2	ANO	63	1	1	11	0	63	7	63	30	13	127	43	-0,071	0,364	2	1
BM_47.1	Praha	06.04.2020	1	NE	66	6	0	0	4,5	94	3	94	0	0	142	79	-2,321	-2,035	1	0
BM_47.2	Praha	07.04.2020	2	ANO	7	0	5	10	0	104	6	122	102	0	169	5	-0,423	1,068	1	0

Příloha 4 - Tabulka s daty samců strnadů obecných, u nichž byl první pokus s atrapou. Způsob výpočtu parametrů je uveden v metodice.

kód samce	lokality	datum	pokus	atrapa	latence reakce (s)	počet přeletů	počet náletů	fyzický kontakt (s)	minimální vzdálenost (m)	latence min. vzdálenost (s)	maximální reakce	latence maximální reakce (s)	vzdálenost do 0,5 m (s)	vzdálenost do 1 m (s)	vzdálenost do 5 m (s)	vzdálenost do 10 m (s)	počet písků	latence pískání (s)	PC1	PC2	hustota populace	počet sousedů
SO_P_CM_2.1_BC	Praha	23.05.2019	1	ANO	44	2	0	0	9	44	2	83	0	0	0	277	58	166	2,594	-1,372	1	1
SO_P_CM_2.2_BC	Praha	27.05.2019	2	NE	153	1	0	0	5	153	3	153	0	0	1	0	0	360	3,030	-2,582	1	1
SO_P_P_1.1_BC	Praha	30.05.2019	1	ANO	45	1	0	0	3	45	3	45	0	0	309	6	136	51	0,309	0,818	2	2
SO_P_P_1.2_BC	Praha	31.05.2019	2	NE	24	7	0	0	3	24	3	24	0	0	190	146	20	30	0,026	-1,026	2	2
SO_L_6.1_BC	Lomy	04.06.2019	1	ANO	163	0	0	0	7	0	1	0	0	0	0	360	3	163	3,446	-1,954	2	2
SO_L_6.2_BC	Lomy	05.06.2019	2	NE	20	0	0	0	1,5	20	3	20	0	0	340	20	38	20	-0,155	0,635	2	2
SO_K_1.1_BhBl	Praha	18.06.2019	1	ANO	11	0	0	0	1	11	4	11	0	292	57	11	141	11	-1,440	1,276	1	1
SO_K_1.2_BhBl	Praha	20.06.2019	2	NE	12	0	0	0	0,5	12	4	12	35	17	296	0	97	21	-1,221	0,950	1	1
SO_K_3.1_BhBl	Praha	18.06.2019	1	ANO	38	0	0	0	5	124	3	124	0	0	236	34	104	132	1,321	0,340	2	3
SO_K_3.2_BhBl	Praha	20.06.2019	2	NE	209	0	0	0	9	52	1	52	0	0	0	308	55	52	4,264	-1,210	2	3
SO_K_5.1_BhBl	Praha	18.06.2019	1	ANO	26	0	0	0	1	28	4	28	0	44	288	0	86	26	-0,716	0,885	2	2
SO_K_5.2_BhBl	Praha	20.06.2019	2	NE	8	0	0	0	2,5	23	3	23	0	0	327	15	47	34	-0,029	0,614	2	2
SO_P_R_2.1_BC	Praha	05.05.2020	1	ANO	22	3	0	0	1	63	4	63	0	7	319	12	78	44	-0,653	0,403	1	1
SO_P_R_2.2_BC	Praha	06.05.2020	2	NE	11	6	0	0	1,5	47	3	47	0	0	82	99	13	214	0,161	-1,899	1	1
SO_P_R_3.1_BC	Praha	05.05.2020	1	ANO	33	2	1	0	0,5	72	5	72	1	0	304	55	245	47	-1,678	1,082	2	3
SO_P_R_3.2_BC	Praha	07.05.2020	2	NE	20	1	0	0	3	105	3	105	0	0	246	114	0	360	0,995	-1,464	2	3
SO_P_R_4.1_BC	Praha	19.05.2020	1	ANO	34	1	0	0	1	143	4	143	0	106	171	49	131	119	-0,132	0,692	2	2
SO_P_R_4.2_BC	Praha	20.05.2020	2	NE	14	2	0	0	2	23	3	23	0	0	337	9	0	360	0,145	-1,534	2	2
SO_P_R_5.1_BC	Praha	19.05.2020	1	ANO	14	0	0	0	1	43	4	43	0	23	294	10	192	22	-0,844	1,673	2	2
SO_P_R_5.2_BC	Praha	20.05.2020	2	NE	24	3	0	0	3,5	24	3	24	0	0	336	0	153	41	-0,065	0,759	2	2

Příloha 5 - Tabulka s daty samců strnadů obecných, u nichž byl první pokus bez atrapy. Způsob výpočtu parametrů je uveden v metodice.

kód samce	lokality	datum	pokus	atrapa	latence reakce (s)	počet přeletů	počet náletů	fyzický kontakt (s)	minimální vzdálenost (m)	latence min. vzdálenost (s)	maximální reakce	latence maximální reakce (s)	vzdálenost do 0,5 m (s)	vzdálenost do 1 m (s)	vzdálenost do 5 m (s)	vzdálenost do 10 m (s)	počet písků	latence pískání (s)	PC1	PC2	hustota populace	počet sousedů
SO_Br_1.1_BhBl	Broumy	11.05.2019	1	NE	24	0	0	0	5	97	3	97	0	0	184	145	90	23	1,083	0,623	1	0
SO_Br_1.2_BhBl	Broumy	12.05.2019	2	ANO	51	1	0	0	2,5	79	3	79	0	0	281	28	193	42	0,384	1,255	1	0
SO_Br_2.1_BhBl	Broumy	11.05.2019	1	NE	27	0	0	0	2,5	46	3	46	0	0	314	19	164	49	0,088	1,274	3	3
SO_Br_2.2_BhBl	Broumy	12.05.2019	2	ANO	27	0	0	0	2	27	3	27	0	0	333	0	141	40	-0,103	1,181	3	3
SO_Br_4.1_BhBl	Broumy	25.05.2019	1	NE	16	0	0	0	0,5	104	4	104	138	72	119	15	103	16	-1,435	0,811	2	2
SO_Br_4.2_BhBl	Broumy	26.05.2019	2	ANO	15	0	0	0	0,5	308	4	36	9	272	64	0	186	23	-0,854	2,115	2	2
SO_P_CM_3.1_BC	Praha	23.05.2019	1	NE	74	4	2	0	0,5	74	5	74	2	2	102	180	92	56	-1,401	-1,453	2	1
SO_P_CM_3.2_BC	Praha	27.05.2019	2	ANO	23	0	0	1	0	23	6	23	1	0	336	0	133	29	-2,068	0,772	2	1
SO_P_L_1.1_BC	Praha	17.03.2019	1	NE	4	1	0	0	1	7	4	7	0	5	348	3	85	29	-1,021	0,820	2	1
SO_P_L_1.2_BC	Praha	21.03.2019	2	ANO	77	0	0	0	3	77	3	77	0	0	283	0	231	100	0,718	1,256	2	1
SO_L_1.1_BC	Lomy	03.06.2019	1	NE	55	0	0	0	3,5	161	3	161	0	0	199	62	38	45	1,447	0,305	2	2
SO_L_1.2_BC	Lomy	04.06.2019	2	ANO	39	0	0	0	10	237	1	39	0	0	0	123	170	39	3,304	0,657	2	2
SO_L_3.1_BC	Lomy	04.06.2019	1	NE	14	0	0	0	0,5	54	4	54	22	122	202	0	36	41	-0,964	0,541	2	1
SO_L_3.2_BC	Lomy	05.06.2019	2	ANO	6	0	0	0	1	272	4	272	0	4	235	115	47	25	0,635	1,128	2	1
SO_L_5.1_BC	Lomy	04.06.2019	1	NE	24	5	1	0	0,5	63	5	63	4	51	272	9	113	23	-1,925	-0,101	1	0
SO_L_5.2_BC	Lomy	05.06.2019	2	ANO	32	1	2	0	0,1	32	5	32	125	128	75	0	141	40	-3,238	-0,438	1	0
SO_K_2.1_BhBl	Praha	18.06.2019	1	NE	20	2	2	0	0,5	30	5	30	20	89	210	21	48	42	-2,452	-0,836	3	3
SO_K_2.2_BhBl	Praha	20.06.2019	2	ANO	4	2	3	6	0	11	6	21	28	37	60	231	0	360	-4,432	-6,295	3	3
SO_K_6.1_BhBl	Praha	18.06.2019	1	NE	123	2	0	0	2,5	123	3	123	0	0	195	42	54	142	1,544	-0,701	2	1
SO_K_6.2_BhBl	Praha	20.06.2019	2	ANO	7	1	0	0	6	14	2	14	0	0	0	360	114	24	1,333	0,001	2	1